MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXXIII

Nicole GOURBAULT

RECHERCHES SUR LES TRICLADES PALUDICOLES HYPOGÉS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1972

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome LXXIII

RECHERCHES SUR LES TRICLADES PALUDICOLES HYPOGÉS

par

Nicole GOURBAULT

SOMMAIRE GÉNÉRAL

(Les sommaires détaillés sont donnés au début de chacune des trois parties.)

	Pages
INTRODUCTION	3
TECHNIQUES	5
I. — Récolte et transport des animaux	5
II. — Élevage	6
III. — Techniques histologiques	6
PREMIÈRE PARTIE : ÉTUDE TAXONOMIQUE	7
— Sommaire	7
— Introduction	10
— Chapitre I : Les grandes lignes de la classification des Tricladés	11
— Chapitre II : Les Planariidae	18
— Chapitre III : Les Dendrocoelidae	39
— Résumé de la première partie	87
— Summary of the first part	89
DEUXIÈME PARTIE : DONNÉES BIOLOGIQUES	91
— Sommaire	91
— Chapitre I : Reproduction sexuée	94
— Chapitre II : Reproduction asexuée et régénération	114
— Chapitre III : Métabolisme respiratoire	123
— Résumé de la deuxième partie	138
— Summary of the second part	140
TROISIÈME PARTIE : RECHERCHES ÉCOLOGIQUES	142
— Sommaire	142
— Introduction	145
— Chapitre I : Habitats de quelques Tricladés Paludicoles épigés	146

1 564 018 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Bibliothèque Centrale Muséum

— Chapitre II : Différents habitats des Triclades Paludicoles hypogés 159
— Chapitre III : Habitats des Triclades en milieu perméable en petit 164
— Chapitre IV : Habitats des Triclades au niveau du karst 179
— Résumé de la troisième partie 202
— Summary of the third part 204

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 206

INDEX 211

I. Liste des espèces de Planariidae rencontrées dans le milieu souterrain 211
Liste des espèces de Dendrocoelidae hypogés 211
II. Stations de récolte des Triclades hypogés, en Europe 213
III. Mesures de métabolisme respiratoire, tableaux numériques 220

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 232

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'intérêt d'une étude détaillée des Triclades hypogés est apparu pour la première fois à de Beauchamp (1932) à la suite des récoltes de Jeannel et Racovitza ; il effectuait alors une révision complète des espèces européennes de Planaires obscuricoles, dans le cadre de *Biospeologica*. Depuis, aucun travail analogue n'a été effectué, bien que de nombreuses recherches fragmentaires entreprises par de Beauchamp, Hyman, Kenk et Komarek, pour ne citer que quelques-uns d'entre eux, aient accru nos connaissances dans ce domaine. Il était donc nécessaire d'envisager une mise au point de l'état actuel des recherches et de vérifier, dans la mesure du possible, certaines hypothèses et conclusions formulées par les auteurs.

La première partie de ce travail sera limitée à la *Systématique* du groupe où l'absence de monographie entraîne de fastidieuses recherches bibliographiques. Ce catalogue détaillé a pour but d'apporter quelques simplifications à toute étude taxonomique ou zoogéographique. Le seul aspect morphologique sert le plus souvent à caractériser une espèce. Cependant, nous verrons que les processus de spéciation, dont il importe de tenir compte, sont d'ordre très divers.

L'étude comparée de la *Biologie* des Triclades qui constitue la deuxième partie, prend en considération les milieux dans lesquels ils vivent aussi bien que leurs caractères morphologiques. L'analyse des phénomènes du développement, des cycles vitaux, de la reproduction sexuée, n'a pu être traitée qu'imparfaitement du fait même de l'absence de données pour certaines espèces, ce qui est dû aux difficultés de récoltes et au petit nombre d'individus généralement recueillis.

A l'étude du développement se rattache celle de la régénération qui, chez les Paludicoles épigés, a fait l'objet de très importants travaux dont le nombre dépasse largement la somme de tous ceux qui concernent ces animaux à d'autres points de vue. Ici, la régénération sera envisagée surtout sous l'angle de la multiplication asexuée avec laquelle elle a des rapports très étroits. Ce phénomène s'observe chez les formes hypogées comme chez les espèces épigées ; chez ces dernières, il se manifeste en général à des températures élevées qui sont peu fréquentes dans le domaine souterrain, tout au moins en Europe. Le point de vue physiologique sera abordé par l'étude du métabolisme respiratoire qui confirme les observations d'ordre strictement biologique.

Les *Données écologiques*, troisième partie de ce travail, constituent l'un des apports essentiels, puisque la connaissance des conditions de vie des Triclades hypogés était jusqu'ici pratiquement nulle. Afin de réaliser cette étude, j'ai dû me limiter à un secteur assez restreint pour pouvoir approfondir ces recherches. C'est pourquoi les Pyrénées qui, avec l'Est de la France, sont les régions qui possèdent la faune hypogée de Triclades la plus riche de notre pays, ont particulièrement retenu mon attention. Des prélèvements réguliers, en une même station, m'ont amenée à noter les variations saisonnières du peuplement et surtout à enregistrer l'existence, au sein du domaine souterrain pendant longtemps considéré comme stable, de continuels remaniements et apports exogènes.

***

Les recherches qui font l'objet de ce mémoire, entreprises au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, ont été poursuivies conjointement au Laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique à Moulis et au Muséum national d'Histoire naturelle.

Source : MNHN, Paris

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur P. Drach d'avoir accepté de présider le jury de ma thèse.

Je remercie également Monsieur le Professeur C. Bocquet pour sa bienveillante sollicitude et sa participation au jury de ma thèse.

Monsieur le Professeur A. Vandel, Membre de l'Institut, m'a orientée vers l'étude des Triclades hypogés ; il m'a fait bénéficier de sa très grande expérience, guidée et encouragée au cours de ce travail réalisé sous sa direction. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma plus vive gratitude.

Monsieur le Professeur E. Wolff, Membre de l'Institut, a bien voulu me parrainer au C.N.R.S. Je lui suis tout particulièrement reconnaissante des précieux conseils qu'il m'a toujours prodigués avec la plus grande bienveillance.

Je tiens à exprimer ma profonde admiration et tous mes remerciements à Monsieur le Professeur P. de Beauchamp, Correspondant de l'Institut, qui m'a initiée à la systématique des Triclades et fait profiter de ses vaste connaissances zoologiques.

Monsieur le Professeur C. Delamare Debouteville, Directeur du Laboratoire souterrain, auprès de qui j'ai sans cesse rencontré compréhension et soutien, trouvera ici le témoignage de mon attachement.

J'aimerais également exprimer ma reconnaissance à Monsieur le Professeur A. Chabaud pour m'avoir accueillie dans son Laboratoire avec une extrême gentillesse, ainsi qu'à Madame F. Stéphan, Maître de recherche au C.N.R.S., qui a bien voulu relire et critiquer mon manuscrit.

Enfin, je remercie tous ceux, collègues et amis, qui m'ont apporté leur collaboration.

Source : MNHN, Paris

TECHNIQUES

L'étude des Triclades hypogés exige la mise au point de techniques appropriées pour leur récolte et leur élevage. Les premières s'avèrent différentes selon le biotope auquel on s'adresse ; dans le cas des secondes il existe peu de variantes.

I. — RÉCOLTE ET TRANSPORT DES ANIMAUX

1. — L'une des techniques de récolte des Planaires consiste en la *chasse à vue*. Celle-ci peut se pratiquer en grotte, dans certains gours peu profonds, dans les sources, les captages. Les animaux rampent sur le fond, les parois, la surface des pièces d'eau, ou bien encore se logent sous les pierres. Ils sont prélevés au moyen d'un pinceau, aspirés grâce à une pipette, ou recueillis dans un petit filet. Cette méthode ne permet pas de récolter un grand nombre d'individus.

Les *balances* appâtées de type classique décrites par Jeannel (1926), Chappuis (1950), utilisées également par Ginet (1960, Planche I, A) concentrent la faune dans ces pièges ; cette technique est absolument nécessaire dans le cas de puits et d'eau profonde. A l'usage, le meilleur appât s'est révélé la rate de bœuf dont le sang diffuse vite et attire en quelques heures les animaux.

Lors des crues, j'ai filtré quelques sources au moyen de grands *filets*, en soie à bluter à mailles fines, de 60 cm de diamètre et 110 cm de profondeur montés sur une armature souple (Planche I, 1) et couramment utilisés par Rouch (1968, p. 15). Peu de formes sont entraînées hors du domaine souterrain ; c'est cependant le cas d'*Atrioplanaria delamarei* par exemple.

Les puits tubés, dits *puits Norton*, consistent en de simples forages destinés à fournir de l'eau de consommation ou d'irrigation ; dès 1894, Chilton les utilise pour la prospection des eaux souterraines.

Ainsi se récolte *Phagocata* (= *Fonticola*) aff. *vitta*, dans les nappes alluviales des rivières des Pyrénées-Orientales, dans l'Aude, l'Isère. Dans la Weser et la Leine, Husmann (1956, p. 35) obtient par cette méthode *Dendrocoelum boettgeri*.

Le procédé de *sondage* Karaman-Chappuis (Chappuis, 1942), remarquable par sa simplicité, est devenu l'outil de travail principal pour les recherches sur l'interstitiel des alluvions perméables des rivières. Il consiste à creuser un trou dans les sédiments émergés, jusqu'à l'eau épuisée au fur et à mesure de son arrivée, et versée dans un filet à plancton avec un bocal (Planche I, 2). Les Biospéologues roumains emploient régulièrement cette méthode (Motas et Serban, 1964, p. 329). En grotte, l'adjonction d'appât permet d'accroître le nombre d'individus récoltés (Lescher-Moutoué et Gourbault, 1970 *a* et *b*).

La méthode de *pompage* Bou et Rouch procède du même principe que les puits tubés et que l'appareil mis au point par Delamare Deboutteville, 1954, mais permet, du fait de sa grande maniabilité, la prospection des milieux d'interstices, en dehors des plages et des bancs de graviers exondés auxquels doit se limiter le sondage KC. Un tube métallique, muni d'une série de perforations dans sa partie distale obturée par un cône en acier, est enfoncé dans les dépôts de graviers. A l'extrémité supérieure filetée s'adapte une pompe aspirante à piston (Bou et Rouch, 1967). J'utilise toujours cette technique après introduction d'un appât dans les tubes (Planche I, 2).

2. — Le *transport des Planaires* s'effectue aisément en les plaçant dans des bouteilles isolantes contenant de l'eau prélevée sur les lieux de récolte. Seule une élévation de température ou un manque

Source : MNHN, Paris

d'oxygénation pourrait entraîner la mort des individus. Il faut également veiller à ce que l'eau ne soit pas trop agitée dans son récipient ; l'introduction de mousses est préconisée pour éviter aux animaux de se trouver entraînés lorsqu'ils se décollent des parois.

II. — ÉLEVAGE

De nombreux auteurs ont donné les méthodes de culture des Planaires épigées utilisées pour leurs recherches : ainsi Vandel (1921 *b*, p. 362), Dubois (1949, p. 220), Lender (1952, p. 147) pour ne citer qu'eux. En ce qui concerne les Triclades hypogés, seul de Beauchamp peut être consulté.

Mes élevages ont été effectués de préférence au Laboratoire de Moulis dont la grotte reproduit les facteurs essentiels du domaine aquatique souterrain. Les Triclades sont déposés dans des cristallisoirs de verre dont le volume varie de 20 ml à 2 litres, suivant le nombre d'individus. Le récipient est tapissé d'argile de grotte ou contient des graviers remontés lors des pompages ; il peut encore ne renfermer que de l'eau. Les animaux montrent le même comportement dans tous les cas. Quelques élevages ont été effectués en eau courante, dans la grotte.

La nourriture consiste essentiellement en Lumbricidae préalablement coupés en tronçons, ou en gammares, donnés en excès et enlevés après vingt-quatre heures. Après chaque repas, l'eau est toujours renouvelée et le cristallisoir nettoyé ; ceci une à deux fois par mois en moyenne, alors que les Triclades épigés demandent à être nourris une à deux fois par semaine. Des essais d'alimentation plus fréquente se sont montrés néfastes pour les formes hypogées.

Les animaux sont, dans certains cas, répartis en plusieurs lots et placés dans des enceintes dont la température varie : 8 à 9°C en réfrigérateur, 11,5 à 12°C dans la grotte-laboratoire, et 13 à 17°C dans les caves.

III. — TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

L'étude des Triclades nécessite une fixation parfaite des animaux ; un grand nombre de fixateurs ont été préconisés par différents auteurs. Personnellement j'ai utilisé le Carnoy, le Helly et le Bouin alcoolique ainsi que le liquide de de Beauchamp, surtout lors de la fixation en grotte même et sur le terrain. Les coupes de 5 à 7 μ d'épaisseur, sagittales, transversales et frontales, sont colorées à l'hémalun (ou hématoxyline ferrique) - érythrosine ; dans de nombreux cas j'ai employé le bleu alcian-hémalun-phloxine (selon Juberthie, 1964) ; le picro-indigo-carmin et l'azan ont également donné de bons résultats ; le vert de méthyle-pyronine a permis l'identification précise des néoblastes.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE TAXONOMIQUE

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 10

Chapitre I. — LES GRANDES LIGNES DE LA CLASSIFICATION DES TRICLADES

I. — Historique 11

II. — Classification des Triclades paludicoles 12

A. — Reconnaissance des caractères significatifs 12

1. Pigment 12
2. Rhabdites 13
3. Organe adhésif céphalique ventral 13
4. Yeux 13
5. Pharynx et système digestif 13
6. Système reproducteur femelle 13
7. Système reproducteur mâle et appareil copulateur 15

B. — Définition des familles, clef de détermination 15

— Planariidae — Kenkiidae 15
— Dendrocoelidae 15

C. — Classification écologique des Triclades Paludicoles hypogés 16

Chapitre II. — LES PLANARIIDAE

I. — Classification à l'échelon générique 18

II. — Étude des genres et espèces représentés en Europe 19

1. — Genre Dugesia Girard 19
D. absoloni.

2. — Genre Plagnolia de Beauchamp et Gourbault 20
P. vandeli.

3. — Genre Crenobia Kenk 21
C. alpina, C. montenigrina, C. teratophila, C. anophthalma.

4. — Genre Planaria Muller 24
P torva.

Source : MNHN, Paris

5. Genre Polycelis Ehrenberg..... 25
P. felina, P. nigra, P. tenuis, P. hepta, P. benazzii.

6. — Genre Phagocata Leidy..... 27

— Sous-genre Fonticola Komarek..... 29
P. vitta, P. albissima, P. illyrica, P. ochridana, P. bosniaca, P. olivacea, P. paravitta, P. maculata, P. undulata, P. leptophallus.

7. — Genre Atrioplanaria de Beauchamp..... 34
A. racovitzai, A. opisthogona, A. notadena, A. delamarei.

III. — Conclusion..... 38

Chapitre III. — LES DENDROCOELIDAE

I. — Classification a l'échelon générique..... 39

II. — Étude des différents genres et espèces européens..... 40

A. — Formes pourvues d'un organe musculo-glandulaire..... 41

a) Genre Bendrocoelum Oersted..... 41

1. — Sous-genre Dendrocoelides de Beauchamp..... 42
D. regnardi, D. tuxtae, D. vaillanti, D. barbei, D. lescherae, D. coiffaiti, D. kenki, D. abditum, D. mrazeki, D. collini, D. italicum, D. warnimonti, D. (?) *cavaticum, D. speleum, D. hankoi, D. carpathicum, D. banaticum, D. clujanum, D. atriostrictum, D. debeauchampianum, D. tismanae, D. polymorphum, D. orghidani, D.* (?) *alexandrinae, D. stenophallus, D. chappuisi, D. racovitzai, D. sphaerophallus.*

2. — Sous-genre Apodendrocoelum de Beauchamp..... 60
D. brachyphallus, D. puteale, D. lipophallus, D. (?) *boettgeri.*

3. — Sous-genre Bolbodendrocoelum de Beauchamp..... 61
D. agile.

4. — Sous-genre Polycladodes Steinmann..... 62
D. album, D. caecum, D. voinovi, D. affine.

5. — Sous-genre Neodendrocoelum Komarek..... 65
D. adenodactylosum, D. plesiophthalmum, D. maculatum, D. lychnidicum, D. prespence, D. sancti-naumi, D. komareki, D. lacustre, D. ochridense, D. nausicaae, D. jablanicense, D. cruciferum, D. magnum.

6. — Sous-genre Palaeodendrocoelum Codreanu..... 70
D. romanodanubialis, D. geticum.

7. — Sous-genre Eudendrocoelum Komarek..... 71
D. sollaudi, D. hussoni, D. renyi, D. ginsti, D. bohemicum, D. parviculatum, D. subterraneum, D. (?) *beauchampi, D. botosaneanui, D. tubuliferum.*

8. — Sous-genre Dendrocoelum s. str..... 74
D. lacteum, D. infernale.

b) Genre Miodendrocoelum de Beauchamp..... 75
M. parisi.

Source : MNHN, Paris

c) Genre Acromyadenium de Beauchamp..... 77
A. marocanum.

B. — Formes dépourvues d'organe musculo-glandulaire..... 78

a) Genre Dendrocoelopsis Kenk..... 78
D. spinosipenis.

— Sous-genre Amyadenium de Beauchamp..... 81
D. vandeli, D. beauchampi, D. chattoni, D. brementi, D. garmieri.

b) Genre Bdellocephala de Man..... 84

c) Genre Rectocephala Hyman..... 84
R. schneideri.

III. — Conclusion..... 84

Résumé de la première partie..... 87

Summary of the first part..... 89

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Triclades obscuricoles considérés dans ce travail appartiennent à deux familles distinctes ; les Planariidae et les Dendrocoelidae, toutes deux incluses dans le sous-ordre des Paludicoles, seul sous-ordre représenté dans la faune souterraine d'Europe. Les Kenkiidae jusqu'à présent envisagées comme une troisième famille de Triclades, n'ont été récoltées qu'en Amérique du Nord et en Asie et ne seront citées que pour mémoire ; je n'ai pas eu l'occasion d'en étudier les représentants.

Avant de fournir la diagnose des différentes espèces connues, j'examinerai leur classification. Il est à noter que je me suis toujours efforcée, dans la mesure du possible, d'étudier les types des espèces décrites dans ce travail. Ceci a été possible grâce aux riches collections mises à ma disposition par le Professeur de Beauchamp ; pour quelques cas, j'ai été obligée de me fier aux descriptions des auteurs.

Dans l'exposé qui va suivre, j'ai régulièrement utilisé le même principe de présentation, considérant pour chaque espèce sa synonymie, les différents lieux de récoltes accompagnés de leurs coordonnées et donnant enfin une diagnose succincte, limitée aux principaux caractères spécifiques.

Pour les localisations, sont précédés d'un astérisque toutes les grottes et sources, tous les puits et ruisseaux que j'ai prospectés personnellement.

Chaque diagnose des seules espèces que j'ai pu étudier sur coupes histologiques est accompagnée d'un dessin de la reconstitution de l'appareil copulateur, en vue dorsale [1] effectué *à même échelle*. Il est à déplorer que les diagnoses de nombreux auteurs ne soient illustrées que d'une reconstitution en coupe sagittale de cet appareil copulateur ; ceci ne rend qu'imparfaitement compte de la morphologie de l'ensemble et devrait toujours être complété par un schéma en présentation frontale qui définit mieux, dans l'espace, la position relative des divers organes.

1. Pour la plupart d'entre eux j'ai repris très exactement la topographie des reconstitutions parfaitement rendues par P. de Beauchamp.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

LES GRANDES LIGNES DE LA CLASSIFICATION DES TRICLADES

I. — *HISTORIQUE*

Depuis la classification de Hallez (1890-1894) reprise par von Graff (1912-1917) dans son importante révision des Turbellariés, on divise classiquement les Triclades en trois sous-ordres :

Maricoles-Paludicoles-Terricoles.

Cette classification, fondée sur des critères écologiques, est inhabituelle dans le domaine de la Zoologie. Cependant, nous le verrons, il est démontré que ces subdivisions correspondent, dans la plupart des cas, aux coupures basées sur des caractères anatomiques.

Par la suite, de nombreux auteurs ont vainement tenté de remanier cette division, considérée comme simpliste (Wilhelmi, 1909), en introduisant différentes subdivisions qui, en fait, n'apportent rien de significatif. Steinmann (1911) par contre l'utilise pour sa clef de détermination des formes suisses. La validité de ce principe de classification a été surtout mise en cause dans le cas des rapports entre Maricoles et Paludicoles, car le point de vue écologique ne permet plus de classer avec netteté certaines formes des eaux très peu salées.

Le premier, Steinbock (1925) emploie des caractères morphologiques et se fonde sur des particularités secondaires de l'appareil copulateur (position de la bourse copulatrice et conformation de la différentiation vaginale du canal de la bourse) pour les séparer en Retrobursalia (Procerodidae), Vaginalia (Bdellouridae et Uteroporidae) et Probursalia (Paludicoles) ; puis en 1926, il ajoute un quatrième groupe : Abursalia (regroupant quelques autres genres de Maricoles).

Meixner, en 1928, reprend cette étude sur de multiples données morphologiques et aboutit aux conclusions de Hullez. La comparaison des organes génitaux l'amène à admettre que les divisions écologiques correspondent aux coupures anatomiques ; les Maricoles sont bâtis sur un type plus primitif que les Paludicoles qui forment un ensemble homogène. Il considère que l'évolution générale des Paludicoles a eu comme point de départ des formes dont l'appareil copulateur est simple et qu'il s'est compliqué ensuite par différenciation ou suppression du pénis, ainsi que par le déplacement de l'abouchement des oviductes dans l'atrium génital.

Komarek (1926) à la suite de Vejdovsky (1895) décrit les Paludicoles tchèques et tente une première classification des Dendrocoelidae et Planariidae, basée sur la forme de l'appareil génital ; classification artificielle qui divise les premiers, tout comme les seconds, en cinq genres ayant en commun la même constitution histologique de l'organe musculo-glandulaire, dans le cas où il existe.

La classification des Paludicoles est à nouveau remaniée, en 1930, par Kenk. En une étude détaillée, il reprend l'observation de l'anatomie des différentes formes de Triclades décrits et propose une division basée sur la seule musculature interne du pharynx : *les couches musculaires circulaires et longitudinales sont superposées chez les Planariidae et entremêlées chez les Dendrocoelidae.*

C'est en s'appuyant sur ces données nouvelles que de Beauchamp après un « Essai d'une classification des Dendrocoelidae » (1931 *b*) fait paraître, en 1932, son important travail sur les Triclades

Source : MNHN, Paris

obscuricoles. Depuis, aucun changement essentiel n'a été apporté au démembrement des deux familles en genres et sous-genres, difficiles à définir du fait même de la *variabilité incoordonnée* de l'appareil copulateur. Ce travail, tout particulièrement, a servi de base à mes propres recherches et a grandement contribué à me faciliter la tâche.

II. — *CLASSIFICATION DES TRICLADES PALUDICOLES*

L'observation d'un grand nombre d'espèces de Paludicoles rend compte de la réelle valeur des coupures effectuées par Kenk et par de Beauchamp.

Avant de présenter la classification des Triclades obscuricoles d'Europe, telle qu'elle apparaît actuellement, il convient de définir les particularités qui autorisent la distinction, puis le regroupement, des espèces décrites.

Les Triclades sont des Turbellariés à pharynx tubulaire de type libre dirigé vers l'arrière et à tube digestif divisé en trois branches intestinales, une médiane antérieure et deux latérales postérieures. Ils possèdent une paire d'ovaires, des glandes coquillières s'ouvrant dans les ovidoctes et des testicules folliculaires. L'appareil copulateur complexe se situe en arrière du pharynx ; l'orifice génital est commun.

Ils comprennent trois sous-ordres distincts :

a) Les *Maricoles*, formes les plus simples, littorales, vivent surtout dans le sable. La bourse copulatrice, lorsqu'elle existe, est toujours située en arrière du pénis et peut être paire. Les deux yeux possèdent une structure simple. La reproduction est uniquement sexuée, la régénération peut se produire.

b) Les *Terricoles* au corps allongé, subcylindrique, habitent les milieux humides, surtout tropicaux et subtropicaux. La bourse, le plus souvent absente, située en arrière du pénis, s'ouvre par un pore sur l'extérieur. Nette séparation entre les atriums. La reproduction asexuée est possible.

Ces deux sous-ordres n'ont pas de représentants dans la faune obscuricole qui est seule envisagée ici.

c) Les *Paludicoles* peuplent les eaux douces ; ils présentent un appareil copulateur dont la bourse copulatrice, située entre le pharynx et l'appareil mâle, débouche dans la partie femelle de l'atrium commun par un long canal.

En dépit des nombreuses classifications proposées que je viens de rappeler, aucune monographie du groupe n'a été jusqu'ici publiée. C'est pourquoi, tout en me limitant aux formes obscuricoles, je me devais de signaler aussi, encore que brièvement, l'existence des formes épigées voisines.

A. — Reconnaissance des caractères significatifs

La description de toute espèce doit être précise et détaillée et doit se fonder sur l'étude d'individus parfaitement sexués, débités en coupes sériées.

Le lecteur trouvera un exposé anatomique général dans le traité de von Graff (1912-1917) ainsi que dans celui de Hyman (1951) et de de Beauchamp (1961 *b*) ; certains caractères sont particulièrement importants pour l'étude taxonomique du groupe et seront seuls considérés ici.

1. *Le pigment* a disparu chez la plupart des formes obscuricoles, sauf au niveau des yeux, lorsqu'ils existent.

Chez les formes épigées, il est bien connu que la pigmentation peut être influencée par le jeûne ou l'obscurité (Berninger, 1911 ; Voigt, 1928).

Williams (1958), dans une note préliminaire sur l'étude du pigment des Planaires obscuricoles, observe l'effet de l'obscurité sur des régénérats. Il fait remarquer la faible différence entre les espèces *Phagocata subterranea* Hyman et *P. gracilis* (Haldeman) que l'on rencontre dans une grotte et dans le

Source : MNHN, Paris

ruisseau qui en sort. La première, liée au domaine souterrain, est dépigmentée et perd ses yeux à l'état adulte.

Toutes les Planaires obscuricoles que j'ai récoltées étaient dépigmentées. Il convient de noter cependant une particularité propre au sous-genre *Neodendrocoelum* : neuf espèces, localisées aux environs immédiats du lac d'Ohrid (Yougoslavie) sont pigmentées en brun et oculées. De même, on peut observer dans le genre *Dendrocoelopsis* l'existence de formes pigmentées ; mais celles-ci semblent alors mener un mode de vie épigé.

2. Les *rhabdites*, bâtonnets obtus, lisses et réfringents, que l'on peut rencontrer dans l'épiderme et le parenchyme, ont fait l'objet de nombreux travaux. Dans les aires sensorielles de la tête, ils varient en nombre et en taille en fonction de l'époque considérée et ne montrent aucune constance chez des individus d'une même espèce.

3. *L'organe adhésif céphalique ventral* présente en revanche une valeur systématique importante. Il a servi de base à Hallez pour créer la famille des Dendrocoelidae chez laquelle il atteint la différenciation la plus poussée. Sa structure a été bien étudiée par Redfield (1915) chez *Dendrocoelum lacteum*. On retrouvera dans de Beauchamp (1932, p. 130) et Hyman (1951, p. 80) une étude détaillée de sa constitution et de ses variations. Mitchell (1968, p. 611) reprend cette étude tout particulièrement pour le genre *Sphalloplana*. Dans l'exposé systématique qui va suivre je donnerai, pour chaque espèce, les caractéristiques de cet organe.

4. *Les yeux* sont souvent absents chez les Triclades obscuricoles et en particulier chez les Dendrocoelidae. Lorsqu'ils existent, ils sont toujours épidermiques mais variables selon les espèces. Dès 1888, Moniez notait : « il ne faudrait toutefois accorder trop d'importance à cette particularité que beaucoup d'espèces souterraines sont aveugles : on en connaît en effet un bon nombre qui vivent dans les eaux de surface et qui sont cependant dépourvues d'organe de vision ». Bien connue chez les formes épigées, leur anatomie a permis à Hesse (1897) de classer les yeux des Triclades en trois groupes, suivant le degré de complexité de leur structure.

L'âge entraîne l'apparition d'yeux supplémentaires (Abeloos, 1930). Kanatani (1957 *a* et *b*) observe, chez *D. gonocephala*, que l'effet de groupe entraîne aussi la formation d'yeux supplémentaires. Ceci serait dû à la présence d'une substance libérée par les individus, qui ne serait autre que l'ammoniaque.

Rohlich et Tar (1968) après avoir maintenu *D. tigrina* trois semaines à l'obscurité, notent l'atrophie et la dégénérescence des cônes rétiniens.

La présence d'yeux chez les espèces obscuricoles paraît à Codreanu un caractère différentiel si important qu'il n'hésite pas à écrire (1967 *a*, p. 293) qu'il conviendrait d'ériger en genres tous les sous-genres dont on connaît des espèces oculées. Comment alors faudrait-il classer les espèces qui présentent des races oculées et d'autres anophthalmes ? (*Atrioplanaria racovitzai* par exemple, cf. Gourbault, 1969 *a*) ; créer une multiplicité d'espèces ne semble nullement souhaitable.

5. *Le pharynx* dont l'importance pour la systématique est indéniable, autorise la définition des familles et peut fournir certains caractères génériques. On distingue, en règle générale, trois zones d'épaisseur variable selon les espèces (de Beauchamp, 1932, p. 133). La disposition des fibres musculaires de la zone interne permet de différencier les Dendrocoelidae des Planariidae (figure 1).

— *Le système digestif* montre peu de variations chez les Triclades. Le nombre des ramifications des branches intestinales, paires inférieures et supérieure impaire, varie dans une certaine mesure, mais possède cependant une nette valeur spécifique. La structure de cet appareil a été définie par de nombreux auteurs (de Beauchamp, 1961 *b*, p. 78).

6. *Le système reproducteur femelle* varie peu pour l'ensemble des Paludicoles ; les ovaires se situent au niveau des deuxièmes ou troisièmes caecums digestifs ; ils sont en rapport avec deux oviductes pairs qui se rejoignent au niveau de l'appareil copulateur. L'abouchement de l'oviducte commun dans l'appareil copulateur se situe à un niveau variable, caractéristique des différents genres et situé

Source : MNHN, Paris

soit à la base du canal de la bourse (*Dugesia*), soit dans l'atrium commun (*Miodendrocoelum*), soit dans l'atrium mâle ce qui est le cas le plus fréquent (*Planaria, Polycelis, Phagocata, Dendrocoelum...*).

La position des oviductes pairs par rapport au canal de la bourse copulatrice, chez les *Dendrocoelum*, paraît pour Kenk revêtir une importance très grande puisqu'il se base sur le fait que ceux-ci se situent dans la courbure du canal pour créer le sous-genre *Paradendrocoelum* et opposer ses représentants aux *Dendrocoelum s. str.* regroupant toutes les autres formes (1930, p. 300). De Beauchamp, tout en formulant certaines restrictions, conserve ce caractère spécifique mais Codreanu, par la mise en évidence, chez *D. stenophallus*, de l'existence de variations individuelles de ce même caractère, lui enlève toute valeur sous-générique.

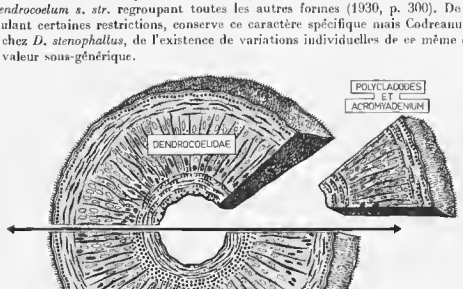


FIG. 1. — Pharynx de Triclades vu en coupe transversale ; ce bloc diagramme laisse apparaître pour les deux familles les différences existant au niveau de la musculature interne, au centre du schéma — cas particulier pour le sous-genre *Polycladodes* et le genre *Acromyadenium* à fibres longitudinales supplémentaires visibles dans la musculature externe.

Personnellement, j'ai étudié six *D. stenophallus* provenant de la station type où fut aussi récolté le matériel confié à Codreanu en vue de sa détermination. J'ai examiné par ailleurs sept des quarante et un individus découverts, en 1966, dans deux grottes voisines de la précédente en Olténie [1] (Roumanie) et qui appartiennent à cette même espèce, mais je n'ai pu noter cette variabilité : l'oviducte gauche, sur mes coupes, passe régulièrement entre le canal de la bourse et l'atrium mâle. L'observation de quelques animaux, chez lesquels la différenciation de l'appareil copulateur est encore incomplète (l'atrium mâle est alors très long, le pénis court et cylindrique), confirme le bien fondé du point de vue de de Beauchamp (1932, p. 141) ; l'oviducte commun étant situé « plus haut et plus en avant que la portion horizontale de l'anse par laquelle le canal rejoint l'atrium copulateur, tout naturellement l'oviducte pair passera à travers cette anse pour le rejoindre ».

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble donc que ce caractère soit insuffisant pour définir un sous-genre. Certains auteurs en sont conscients, ce qui explique la présence dans le sous-genre *Dendrocoelides* de nombreuses espèces qui présentent cependant ce cheminement particulier des oviductes.

1. Mission C.N.R.S. effectuée en collaboration avec Monsieur Raymond Rouch (Moulis). Madame Anca Burgurele-Balacescu a bien voulu nous accompagner dans les grottes de cette province ; je la remercie pour son aide précieuse.

Source : MNHN, Paris

7. *Le système reproducteur mâle* montre une grande diversité. Les testicules peuvent varier en nombre et en position ; cependant, leur extension le long du corps de l'animal doit être tenue pour un caractère spécifique et même générique. Les gonades présentent une extrême instabilité, régressant chez certaines espèces épigées en dehors des périodes d'activité sexuelle.

L'appareil copulateur, dans la grande majorité des cas, représente à lui seul un caractère taxonomique primordial. De Beauchamp (1932, p. 135) en a donné une description détaillée ; depuis lors, nos connaissances sur la morphologie des parties essentielles de l'appareil copulateur ne se sont guère modifiées.

Je résumerai la composition de l'appareil copulateur en partant de l'orifice génital, unique dans la plupart des cas (il existe un orifice supplémentaire chez *Bopsula* et *Acromyadenium*) qui fait communiquer l'atrium génital avec l'extérieur. L'atrium peut être ou non divisé en deux parties qui constituent alors l'atrium commun et l'atrium mâle qui entoure la papille pénienne. Dans le premier, débouche le canal de la bourse (bourse copulatrice située entre le bulbe pénien et le pharynx, et pouvant présenter des anastomoses avec les caecums digestifs) ; y fait saillie l'extrémité de l'organe musculo-glandulaire. Les oviductes, comme déjà dit, pénètrent dans l'un ou l'autre de ces atriums, selon les différents genres.

Le pénis comprend également deux parties : bulbe musculeux inclus dans le parenchyme et papille, libre dans l'atrium. Il se complique dans certains genres et peut disparaître dans d'autres (*Miodendrocoelum*) ; le plus souvent sa morphologie seule donne de bonnes indications taxonomiques. Pour chaque espèce il sera donc nettement défini, tant par sa musculature que par sa conformation, par l'abouchement des canaux déférents, etc...

L'organe musculo-glandulaire demeure énigmatique et son rôle inexpliqué. De Beauchamp (1920, p. 203) émet l'hypothèse de son utilité lors de l'accouplement ; cet organe « puiserait le sperme dans l'appareil mâle du copulant et l'injecterait ensuite dans la bourse copulatrice ou utérus de son porteur, suppléant ainsi le pénis de celui-là ». Mais ces mécanismes n'ont pu être confirmés par aucune observation. Selon Lender et Le Moigne (1960, p. 98) la présence ou l'absence de cet organe ne permet pas de lui attribuer la valeur d'un caractère spécifique, pour *Polycelis tenuis*.

En résumé, il est donc possible d'affirmer que deux données morphologiques sont essentielles pour définir un Triclade Paludicole ; ce sont la constitution du pharynx et la disposition des divers éléments constituant l'appareil copulateur dont le plus important correspond au pénis. Les autres caractères ne sont, le plus souvent, qu'accessoires et pris séparément ne peuvent apporter aucun critère de base valable ; cependant il est nécessaire d'en tenir compte, même s'ils ne permettent pas, à eux seuls, de déterminer une espèce.

Les différents types morphologiques représentés par les appareils copulateurs se doivent d'être décrits de façon détaillée dans tout travail systématique.

B. — Définition des familles ; clef de détermination

La classification des Paludicoles en trois familles est basée uniquement sur la disposition des fibres musculaires de la partie interne du pharynx et sur la différenciation de l'organe adhésif céphalique.

L'utilisation de ces deux caractères permet d'établir la clef suivante :

1. Dans la *zone interne* du pharynx, les fibres musculaires circulaires sous-épithéliales se séparent nettement de la couche des fibres longitudinales..... 2.

— Dans la *zone interne* du pharynx les couches de fibres longitudinales alternent régulièrement avec les couches de fibres circulaires ; l'organe adhésif peut être présent ou non.....
Dendrocoelidae Oersted.

2. Pas d'organe adhésif..... Planariidae Stimpson... 3.

— Un organe adhésif céphalique antérieur, bien développé..... Kenkiidae Hyman. 4.

Source : MNHN, Paris

Les Kenkiidae dont il ne sera plus question par la suite, sont des Planaires obscuricoles, américaines pour la plupart (Ball, 1969 *b*, p. 62) ; quelques espèces peuplent l'Asie. Dépigmentées et anophthalmes, elles semblent dériver des *Phagocata* et n'ont jamais été récoltées en Europe. Trois genres composent cette famille qui n'est pas reconnue par de Beauchamp (1964 *b*, p. 103).

Kenkia Hyman, 1937 ; *Speophila* Hyman, 1937 ; *Sphalloplana* Beauchamp, 1931.

Mitchell (1968) supprime cette famille et l'assimile à l'ensemble des Planariidae ; le genre *Speophila* se trouve également éliminé en tant que synonyme de *Sphalloplana*. Le genre *Speophila* figure cependant dans l'arbre généalogique mis au point par Kawakatsu (1968 *b*, p. 21) où les Kenkiidae prennent place à côté du groupe des *Polycelis* et des *Phagocata*.

Dans ces classifications récentes, comme dans toutes les classifications utilisées depuis Kenk (1930), il convient de souligner l'utilisation constante d'un caractère qui paraît artificiel, celui qui est fondé sur la morphologie du pharynx ; l'utilisation de ce caractère permet de reconnaître deux types absolument distincts, ne comportant aucun intermédiaire entre eux.

Seul le pharynx des *Polycladodes*, sous-genre de *Dendrocoelum*, ou celui du genre *Acromyadenium*, diffère des deux types classiques, sans toutefois représenter une forme de passage entre Dendrocoelidae et Planariidae. Dans ce cas particulier, en effet, des fibres longitudinales supplémentaires apparaissent dans la musculature externe du pharynx. On observe, après la couche de fibres longitudinales, une couche de fibres circulaires puis une seconde couche de fibres longitudinales, caractéristique de ces *Polycladodes* et d'*Acromyadenium* (figure 1). Il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'expliquer les différences de structures du pharynx dans les deux familles ; cependant ces différences sont nettes et permettent une classification simplifiée des Triclades. Nous verrons, dans la deuxième partie, que certains caractères biologiques (régénération, par exemple) confirment cette division. C'est pourquoi je la conserverai telle quelle, jusqu'à ce que la mise en évidence d'autres caractères permette de dresser un tableau satisfaisant à l'évolution phylogénique.

C. — Classification écologique des Triclades paludicoles hypogés

L'importance que revêt l'Écologie pour les Triclades ne peut passer inaperçue, puisqu'elle définit à elle seule les trois sous-ordres de ce groupe de Platodes. Elle permettra, avant d'aborder l'étude détaillée des représentants des deux familles, Planariidae et Dendrocoelidae, de définir ce qu'il faut entendre par *Triclades Paludicoles hypogés*, formes auxquelles est limité ce travail.

Vandel (1964, p. 23) rend compte des classifications proposées successivement par différents auteurs, retenant une classification écologique admise par la plupart des Biospéléologues. Seule la nomenclature des habitats semble varier si nous nous limitons aux classifications de Racovitza (1907) et Thienemann (1925). La terminologie la plus classique étant celle de Racovitza, c'est elle que j'utiliserai, tout en opposant le terme d'*épigé* à celui d'*hypogé* et non pas au terme *cavernicole* qui, peu à peu, s'est trouvé restreint aux seuls êtres vivant dans les grottes.

Ainsi, les Triclades étudiés comporteront des formes *troglobies*, ayant « pour habitat exclusif le domaine souterrain, où ils se tiennent de préférence dans ses parties les plus profondes » et des formes *troglophiles*. Ceux-ci « habitent constamment le milieu souterrain... mais ils peuvent être aussi rencontrés à l'extérieur ». Les *trogloxènes* qui « sont ou des égarés ou des hôtes occasionnels », seront signalés comme tels (Racovitza, 1907, p. 437).

Les Triclades hypogés se rencontrent dans un grand nombre de stations souterraines autres que les grottes et les cavernes où leur présence a été tout d'abord signalée [il existe une profonde similitude entre ces lieux de récolte et ceux indiqués par Ginet (1960, p. 15) pour la capture de *Niphargus*]. Ainsi, au cours des années, de nouvelles données géonémiques sont venues accroître notre connaissance de l'habitat des Planaires :

— puits : Moniez, 1888 ; Vejdovsky, 1895.
— sources et résurgences : Mrazek, 1907 ; Vandel, 1920 *b* et *c*.
— milieu interstitiel : Angelier, 1953 ; Husmann, 1956 ; Gourbault et Lescher-Moutoué, 1967.

Source : MNHN, Paris

— galeries souterraines artificielles : Husson, 1936 ; Hoffmann, 1963 *a* ; Marvillet, 1967.
— fond des lacs subalpins : Steinmann, 1911 ; Meixner, 1915.

La troisième partie de ce travail approfondira le problème posé par l'écologie des Triclades hypogés. Mais, dès à présent, nous pouvons noter que si dans certains cas les récoltes ont été effectuées au sein même du biotope souterrain (milieu interstitiel par exemple) le plus souvent les stations de capture ne sont situées qu'aux frontières de ce domaine.

Par ailleurs, cette hétérogénéité des stations de capture laisse apparaître déjà qu'il n'existe pas un peuplement restrictif des eaux souterraines par les Paludicoles. Il conviendra, cependant, de décider entre deux alternatives et de vérifier si certaines formes sont caractéristiques de certains biotopes, ou si une même espèce peut se rencontrer dans plusieurs milieux hypogés.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LES PLANARIIDAE

Les Planariidae renferment surtout des espèces épigées. On compte douze genres de Planariidae dont trois seulement sont représentés régulièrement dans le milieu aquatique hypogé [1].

L'organe adhésif fait défaut généralement et l'adhésion au substrat est alors assurée par la partie antérieure ou par les bandes latérales du corps. La pigmentation et la présence d'yeux, multiples chez les *Polycelis*, sont des caractères fréquents.

Il n'existe pas, comme c'est le cas chez la majorité des Dendrocoelidae, de critères morphologiques externes caractérisant les représentants de cette famille. La taille, la forme générale du corps et de la tête, la pigmentation, les yeux, varient considérablement suivant les espèces envisagées. La famille ne peut donc être définie que par une étude histologique du pharynx. Cependant, pour certains genres homogènes et bien caractérisés par quelques détails de leur morphologie, la détermination est plus aisée.

J'étudierai tout d'abord les différents genres de Planariidae, puis passerai en revue les genres et espèces d'Europe, en insistant sur les formes hypogées, citant seulement pour mémoire les formes épigées.

I. — *CLASSIFICATION Á L'ÉCHELON GÉNÉRIQUE*

En tenant compte des données précédentes, l'étude de la morphologie de l'appareil copulateur et de la position de l'abouchement des oviductes (variant de la base du canal de la bourse jusqu'à l'atrium mâle) conduit à établir cinq coupures taxonomiques.

1. Les oviductes et les glandes coquillières débouchent à la base du canal de la bourse [2].

- Testicules nombreux, répartis sur toute la longueur du corps.
  - — Oviductes pénétrant séparément dans le canal de la bourse. Genre cosmopolite.... *Dugesia*
  - — Court oviducte commun. Genre australien..... *Spathula*
- Testicules peu nombreux et prépharyngiens.
  Genre américain et indo-pacifique..... *Cura* (= *Curtisia*)

2. L'oviducte commun débouche, soit dans la partie terminale et dorsale de l'atrium mâle, soit du côté antérieur de l'extrémité du canal de la bourse.
  Pénis réduit à une petite papille sans bulbe et situé dans un atrium spacieux. Genre monospécifique nord-américain..... *Hymanella*

1. Ces genres hypogés sont précédés d'un astérisque.
2. Le genre monospécifique sud-américain *Bopsula* Marcus, 1946, décrit sur un seul exemplaire, montre une nette rotation du pénis et la présence d'un pore génital mâle supplémentaire.

Source : MNHN, Paris

3. L'oviducte commun débouche à la fois dans le canal de la bourse et dans l'atrium mâle. Genre monospécifique nord-pyrénéen..... *Plagnolia*

4. L'oviducte commun s'ouvre dans un atrium à musculature caractéristique où débouche également le canal de la bourse. Genre européen..... *Crenobia*

5. L'oviducte commun pénètre dans l'atrium mâle.

— Présence d'un organe musculo-glandulaire de type particulier, différent de celui des Dendrocoelidae. Genre commun d'Europe et d'Amérique du Nord. *Planaria*

— Présence non obligatoire de plusieurs organes musculo-glandulaires ; yeux très nombreux, disposés sur deux bandes marginales antérieures. Genre cosmopolite, surtout holarctique..... *Polycelis*

— Pas d'organe musculo-glandulaire. Présence de spermatophores. Testicules atteignant au moins le niveau de l'appareil copulateur. Genre holarctique..... **Phagocata*
(au sens large, comprenant les **Fonticola*)

— Pas d'organe musculo-glandulaire. L'atrium mâle est nettement distinct de l'atrium commun. Testicules prépharyngiens, pharynx et appareil copulateur situés très en arrière du corps. Genre européen..... **Atrioplanaria*

• Le genre sud-américain *Rhodax* Marcus, 1946, représenté par la seule espèce *R. evelinae*, n'est pas facile à classer du fait des caractères qu'il présente :

— oviductes à branche postérieure parcourant toute la région caudale ; bourse copulatrice, en arrière de l'appareil copulateur (comme chez les Marioles), réduite à une communication génito-intestinale.

— les testicules sont disposés en cordons ; l'oviducte commun s'ouvre dans l'atrium génital et non dans le canal de la bourse.

II. — *ÉTUDE DES GENRES ET ESPÈCES REPRÉSENTÉS EN EUROPE*

1. Genre Dugesia Girard, 1850

Syn. : *Planaria* Müller, 1776 (*in part.*) ; *Euplanaria* Hesse, 1897.

Ce genre très répandu, compte plus d'une cinquantaine d'espèces épigées et possède la répartition géographique la plus vaste que l'on connaisse chez les Triclades Paludicoles (Kawakatsu, 1968 *b*, p. 17) ; il peuple les lacs, les étangs et cours d'eau de tous les continents.

Il est caractérisé par l'abouchement des deux oviductes dans le canal de la bourse ; la présence d'un organe musculo-glandulaire et les communications génito-intestinales ne sont pas obligatoires. Les canaux déférents pénètrent séparément dans le bulbe du pénis qui est bien développé ; l'atrium génital est indivis. Les testicules, nombreux, se répartissent tout le long du corps.

La tête, triangulaire, porte deux oreillettes nettes et deux yeux assez rapprochés.

Le genre *Cura* Strand, 1942 (= *Curtisia* Graff, 1916, nom préoccupé) n'en diffère que par le nombre moins important des testicules prépharyngiens.

Allison Nurse (1950) a créé le genre *Spathula* pour un groupe d'espèces chez lesquelles les oviductes s'étendent en arrière de l'appareil copulateur et pénètrent par un court conduit dans le canal de la bourse. Les testicules sont nombreux ; le bord frontal est droit. Ces deux derniers genres, proches de *Dugesia* au point que certains auteurs ne les veulent pas reconnaître, ne sont pas représentés en Europe. Par contre, les *Dugesia* proprement dites constituent des groupements d'espèces pigmentées eury-

Source : MNHN, Paris

thermes et lucicoles, très répandues dans notre continent. L'espèce type est *Dugesia gonocephala* (Dugès, 1830 ; Hyman, 1939).

Les *Dugesia* du « groupe *gonocephala* » comprennent un grand nombre de races et même d'espèces isolées sur les plans éthologiques et génétiques (cf. Benazzi ; Dahm, 1958) ; la morphologie ne suffit pas à les séparer. Je n'entrerai pas dans le détail des espèces et super-espèces pour ce genre dont seules quelques formes exotiques ont été récoltées dans les grottes. Ce sont tout au plus des troglobies.

En Europe, où l'on rencontre fréquemment *D. gonocephala*, *D. polychroa* (Schmidt), *D. lugubris* (Schmidt) et *D. tigrina* (Girard), on n'a signalé qu'une seule espèce dépigmentée et anophthalme :

Dugesia absoloni (Komarek, 1919)

Syn. : *Geopaludicolia absoloni* Komarek, 1919 ; Steinböck (1924) ; *Euplanaria* (*Geopaludicolia*) *absoloni* Kenk (1930) ; *Euplanaria absoloni* de Beauchamp (1932).

Loc. : Yougoslavie.

Dalmatie centrale, grotte Golubiaka, proche de Split.

Diagnose.

Dépigmentée et anophthalme. Taille : 8 à 10 × 3 mm.

Testicules dorsaux, sur toute la longueur du corps. Présence d'une communication génito-intestinale.

Bulbe pénien peu musculeux à vésicule séminale piriforme ; papille peu importante, déviée ventralement. Atrium indivis où débouche le canal de la bourse. Glandes coquillières peu développées.

Affinités très nettes avec le groupe *Dugesia polychroa-lugubris* (Reynoldson et Bellamy, 1970).

2. Genre Plagnolia de Beauchamp et Gourbault, 1964

Ce genre monospécifique n'est connu à l'heure actuelle que des Pyrénées centrales ; récolté tout d'abord dans une perte de ruisseau, nous savons aujourd'hui qu'il peuple les eaux souterraines de la région du Conserans, de moyenne altitude.

L'oviducte commun montre un diverticule étroit qui se jette dans l'atrium mâle, alors que la portion qui reçoit les glandes coquillières s'ouvre à la base du canal de la bourse. Ce double abouchement caractérise tout particulièrement ce genre.

Plagnolia vandeli de Beauchamp et Gourbault, 1964
(figure 2, 1)

Loc. : France.

Département de l'Ariège ; *Gouffre du Plagnol de la Plagne (Biospeologica : LXXVII, p. 341) (*loc. typ.*).

— Gouffre du Sauvajou (Biospeologica LXXVII, p. 343).

— *Eaux du sous-écoulement du Nert (Gourbault et Lescher-Moutoué, 1968).

— *Puits à Moulis et à Saint-Girons.

Département de la Haute-Garonne ; *Grotte du Goneil-di-Her (Biospeologica : XVI, p. 86 ; XXIV, p. 545 ; XXXIII, p. 403 ; XXXIX, p. 340 ; LIV, p. 374 ; LXXVII, p. 308 ; Lescher-Moutoué et Gourbault, 1970, *b*).

— *Grotte de Rinsec (Biospeologica : LXXII, p. 188).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmentée et anophthalme. Taille de 10 à 20 × 2 à 5 mm.

Testicules nombreux, plutôt ventraux, répartis sur toute la longueur du corps.

Pénis petit, hémisphérique, à méat ventral ; ne remplit jamais l'atrium mâle et présente toujours un aspect juvénile, ce qui pourrait rendre compte d'une manifestation néoténique.

Oviducte commun à branche principale sinueuse et lobée.

3. Genre Crenobia Kenk, 1930

Syn. : *Planaria* Müller, 1776 (*in part.*).

Ce genre très homogène peuple l'Europe (figure 3) et l'Asie ; il ne comprend qu'une espèce hypogée.

L'oviducte commun et le canal de la bourse débouchent côte à côte dans l'atrium mâle qui présente une série de fibres musculaires longitudinales en feuillets radiaires très caractéristiques. La papille pénienne est grêle et le bulbe musculeux. Les testicules, antérieurs, ne dépassent pas la région pharyngienne.

La tête tronquée porte généralement deux oreillettes latérales mobiles et deux petits yeux rapprochés.

Crenobia alpina (Dana, 1766)

Syn. : *Hirudo alpina* Dana, 1766 ; *Planaria arethusa* Dalyell, 1814 ; *Planaria alpina* (Dana) Kennel (1889).

Thienemann (1950) reconnaît deux races très voisines et trois variétés pour cette espèce, type du genre.

Races : *C. septentrionalis* Thienemann, 1938,
C. meridionalis Thienemann, 1938.

Variétés : *C. a. alba* (Oye, 1935),
C. a. corsica (Arndt, 1922),
C. a. bathycola (Steinmann, 1911).

Loc. : Cette espèce, monopharyngée, présente une large répartition en Europe (Vandel, 1921 *b* ; Thienemann, 1950 ; Dahm, 1958) ; elle a été signalée par Kosswig et Ermin (1950) en Asie Mineure.

De Beauchamp (1932, p. 339) observe la « tendance à l'adaptation obscuricole » de *Crenobia alpina*, ce que confirme Ginet (1961, p. 309) par ses récoltes dans quelques grottes françaises :

Département de la Savoie ; grotte du Guiers-vif.

Département de la Drôme ; grotte de Brudour.

Département de l'Isère ; grotte de Gournier ; résurgence La Goule noire.

J'ai pu en observer une population très importante (850 individus) dépigmentée dans l'ensemble (leg. et coll. J. P. Henry et G. Magniez, 9.06.1970) récoltée dans la station suivante :

Département du Jura ; Saint-Claude, Septmoncel, résurgence du Bief noir (Colin, 1969, p. 68, l'indique en tant que *Dendrocoelum* indéterminé).

Benazzi (1961) note également « Quant à *C. alpina corsica* il est intéressant de souligner que cette race est caractérisée par le manque de pigment, par ses petites dimensions et par sa préférence pour les eaux souterraines ».

Source : MNHN, Paris

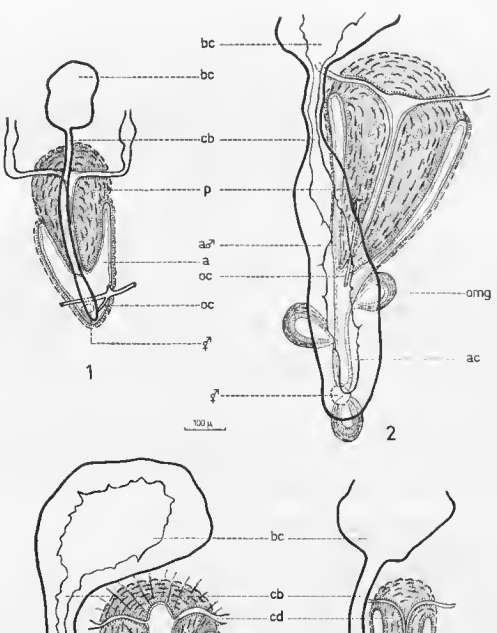


Fig. 2. — Schémas d'appareils copulateurs de Planariidae hypogées, en vue dorsale ; 1. — *Plagnolia vandeli* ; 2. — *Polycelis benazzii* ; 3. — *Phagocata* (*Fonticola*) *vitta* ; 4. — *P. albissima* (schémas 3 et 4 redessinés d'après les coupes et les figures de de Beauchamp). *ac*, atrium commun ; *a♂*, atrium mâle ; *bc*, bourse copulatrice ; *cb*, canal de la bourse ; *cd*, canal déférent ; *oc*, oviducte commun ; *omg*, organe musculo-glandulaire ; *ov*, oviductes pairs ; *p*, pénis ; *♀♂*, orifice génital commun.

Source : MNHN, Paris

Récemment, Wegelin (1966, p. 28) la signale dans les eaux souterraines de la région de Leipzig, entre la Saale et l'Elbe.

Diagnose.

Corps étroit et allongé : 15 à 17 × 2 à 2,5 mm. Brun noir à gris ; deux *yeux* assez éloignés du bord antérieur, rapprochés le long de la ligne médiane et deux tentacules céphaliques.

Testicules ventraux.

Pénis grêle et conique, peu musculeux, enveloppé par une puissante gaine constituée par des fibres musculaires caractéristiques du genre.

Nombre de chromosomes variable, toujours multiple de 7 (28 à 63) selon Dahm (1958, p. 84).

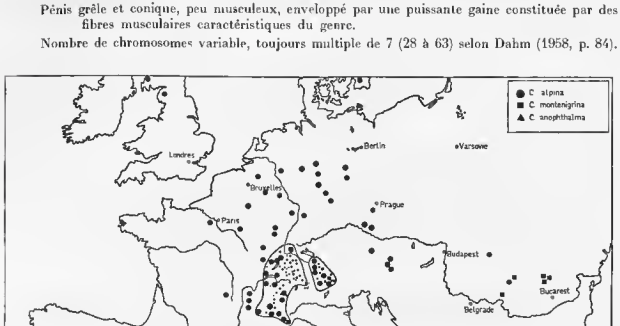


FIG. 3. — Distribution, en Europe, du genre *Crenobia*.

Crenobia montenigrina (Mrazek, 1904)

Syn. : *Planaria montenigrina* Mrazek, 1904 ; *Phagocata cornuta* Chichkoff, 1905 ; *Crenobia montenigrina* de Beauchamp (1932).

Loc. : Connue de stations généralement épigées, de sources, cette espèce présente une vaste aire de répartition, située dans la région balkanique (du Sud de l'Italie à la Roumanie). Komarek (1919) la signale dans une grotte de Dalmatie centrale et Codreanu (1956) fait état de sa large dispersion dans les Carpathes méridionales.

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Espèce polypharyngienne : un pharynx impair supérieur et 11 à 17 latéraux. Brun noir et oculée ; tentacules peu saillants. Taille 11 × 4 à 5 mm.

Gros testicules ventraux s'étendant jusqu'au dernier pharynx.

Pénis à bulbe musculeux et hypertrophie des fibres longitudinales qui entourent l'atrium mâle.

Crenobia teratophila (Steinmann, 1907 et 1909) serait, selon Beauchamp et Ullyot (1932, p. 200) une *C. montenigrina*, signalée à nouveau par del Papa (1952 *b*) en Italie méridionale. D'après Komarek (1953 *a*) il s'agirait d'une sous-espèce de *C. alpina*, limitée à l'Italie du Sud, alors que *C. a. montenigrina* serait propre à la péninsule balkanique.

Crenobia anophthalma (Mrazek, 1907)

Seule espèce de *Crenobia* liée au domaine hypogé, hôte typique du karst balkanique, dans les ruisseaux de grotte.

Loc. : Yougoslavie.

Montenegro, source près de Negusi.

Herzégovine (Komarek, 1919) et Dalmatie.

Loc. : Espagne.

Alava, Vitoria, Cigoitia, grotte del Manantial de Gorbea (Biospeologica : LIV, p. 350 ; de Beauchamp, 1932) ?

Diagnose.

Dépigmentée et anophthalme.

La présence de trois pharynx seulement (un ou deux chez quelques jeunes) la différencie de *C. montenigrina.*

4. Genre Planaria Müller, 1776

Syn. : *Planaria* Hallez, 1894 (*in part.*) ; *Dendroplanaria* Komarek, 1926.

Ce genre, qui comprenait primitivement toutes les espèces de Planariidae bioculées, se restreint actuellement à une partie de celles dont les oviductes communs débouchent dans l'atrium mâle.

L'organe musculo-glandulaire, de type particulier, caractéristique de *P. torva*, à lumière très étroite, diffère par sa constitution de celui des Dendrocoelidae. L'atrium mâle ne possède pas de couches de fibres radiaires.

Espèces d'assez grande taille, fortement pigmentées. La tête tronquée porte deux yeux écartés.

Planaria torva (Müller, 1774)

Espèce type, c'est la seule espèce du genre qui soit représentée en Europe, où elle est très répandue (Luther, 1961) dans toutes les eaux épigées, sauf dans celles des régions du Sud-Ouest.

Kenk (1936 *b*) décrit d'après un seul individu récolté près de Logatec (Slovénie), la variété *stygia*, dépigmentée et à canal éjaculateur étroit.

En Amérique du Nord et en Asie sont connues respectivement :

P. dactyligera dactyligera Kenk, 1935 (Virginie),

P. dactyligera musculosa Kenk, 1969 (Caroline du Nord et Louisiane),

Source : MNHN, Paris

P. kempi Whitehouse, 1913 (Inde),
P. occulta Kenk, 1969 (Virginie),
P. onegensis Zabusov, 1901, synonyme probable de *P. torva*.

5. Genre Polycelis Ehrenberg, 1831

Syn. : *Planaria* Müller, 1776 (*in part.*) ; *Ijimia* Bergendal, 1890 ; *Sorocelis* Seidl, 1911 (*in part.*) ; *Seidlia* Zabusov, 1911 ; *Rjabuschinskia* Zabusov, 1916.

Juqu'à présent, une seule espèce de ce genre, largement répandu dans l'hémisphère septentrional, peut être considérée comme hypogée, en Europe. D'autres ne sont que des trogloxènes.

Les *Polycelis* groupent des Paludicoles pigmentés à yeux multiples, plus ou moins alignés et punctiformes. Les testicules sont nombreux et prépharyngiens. Le pénis présente un bulbe important dont la papille peut être bien développée ou absente. L'oviducte commun débouche dans l'atrium mâle. Les organes musculo-glandulaires sont présents ou absents.

C'est en se basant sur ce dernier caractère que Kenk (1953) a créé trois sous-genres :

Polycelis, sans organe musculo-glandulaire, *Seidlia*, à épaisse musculature entourant l'atrium mâle et *Ijimia*, caractérisé par la présence constante d'organe musculo-glandulaire.

De Beauchamp (1955, p. 123), puis Dahm (1958, p. 62) jugent cette subdivision mal fondée. En effet, il conviendrait, si l'on adoptait cette classification, de placer dans deux sous-genres différents deux espèces telles *P. tenuis* et *P. nigra* qui, par ailleurs, sont extrêmement proches l'une de l'autre. Le sous-genre *Seidlia* peut être seul conservé car il ne semble pas exister de variabilité dans la musculature de l'atrium mâle.

De nombreuses espèces ont été décrites :

— en Amérique du Nord :

P. coronata (Girard, 1894) (Wyoming et Dakota du Sud),
P. borealis Kenk, 1953 (Alaska).

— au Japon :

P. sapparo (Ijima et Kaburaki, 1916) peu pigmentée,
P. (*Seidlia*) *auriculata* Ijima et Kaburaki, 1916,
P. (*Seidlia*) *schmidti* (Zabusov, 1916) + *P. ijimai* Kaburaki, 1917,
P. akkeshi Ichikawa et Kawakatsu, 1963, dépigmentée.

— en Asie :

Ile Sakhaline
P. karafto Ijima et Kaburaki, 1916,

Altaï
P. receptaculosa (Livanov et Zabusova, 1940),

Kamtchatka
P. elongata (Zabusova, 1929),
P. polyopis (Zabusova, 1936),
P. (*Seidlia*) *relicta* (Zabusova, 1929),
P. eudendrocoelides (Zabusova, 1929),
P. (*Seidlia*) *eurantron* (Zabusova, 1936),

Turkestan
P. (*Seidlia*) *sabussowi* (Seidl, 1911) + *P. lactea* + *P. stummeri*,

Source : MNHN, Paris

Région de la mer d'Aral

P. eburnea (Muth, 1912), sous-espèce de *P. koslowi* d'après Porfirjeva, 1960,

Tibet

P. tibetica (Zabusov, 1911) ; Hyman, 1934,
P. koslowi (Zabusov, 1911),

Afghanistan

P. pathan de Beauchamp, 1959,
P. pamirensis de Beauchamp, 1961.

— en Nouvelle Guinée :

P. oculi marginata (Palombi, 1931).

Les *espèces européennes* sont peu nombreuses :

— en Russie du Sud-Est :

Kazakhstan

P. kulsaika (Zabusova, 1947),
P. alma-atima (Zabusova, 1947),
P. linkoi (Zabusova, 1901).

— en Europe occidentale cinq espèces se rencontrent fréquemment dans tous les cours d'eau ; une seule est troglobie (*P. benazzii*).

Polycelis felina (Dalyell, 1814)

Syn. : *Planaria felina* Dalyell, 1814 ; *Polycelis cornuta* Johnson, 1822 ; *P. tothi* Méhély, 1927.

Loc. : France.

Département de l'Ariège ; *Grotte inférieure du Queire (Biospeologica : XVI, p. 158 ; LIV, p. 412) ; *Ruisseau souterrain d'Aulot (Biospeologica : XVI, p. 152 ; LIV, p. 375 ; LXXVII, p. 364).

Département des Hautes-Pyrénées ; *Grotte de l'Église, Nistos (Biospeologica : XXXIII, p. 438) ; *Grotte de Bétharram (Biospeologica : XXIV, p. 548 ; XXXIII, p. 495 ; LIV, p. 599).

Loc. : Italie.

Lombardie, Brescia, grotte Buco del Fus et Bus dei Osei (Scatizzi, 1937).

En dehors des grottes, où elles sont rares, les *Polycelis felina* se rencontrent dans un certain nombre de sources froides et dans la partie amont des ruisseaux.

Cette espèce a une très vaste répartition européenne (Vandel, 1921 *b*, p. 354) surtout méridionale. Cependant, Krysik (1923) la signale près de Dantzig et Wegelin (1966, p. 28) au Nord de Leipzig.

Diagnose.

Espèce pigmentée ; nombreux *yeux* (une trentaine) répartis sur les bords antérieurs et latéraux de la tête ; deux tentacules saillants, mobiles et pointus et un bord frontal convexe. Taille moyenne, 15 × 4 mm.

Atrium génital séparé en un atrium mâle et un atrium commun, différenciés. La base du canal de la bourse présente un sphincter caractéristique.

Grande variabilité dans le nombre des organes musculo-glandulaires (Vandel, 1921 *a*, p. 254) :

— forme normale à deux organes musculo-glandulaires contenus dans une seule poche,

Source : MNHN, Paris

— variété *vaginensis* à plusieurs organes musculo-glandulaires isolés en deux groupes,
— variété *borellii* possédant trois ou quatre organes musculo-glandulaires très postérieurs.

Nombre chromosomique 2n = 18 à 2n = 27 (Dahm, 1958, p. 66).

Polycelis nigra (Müller 1774), *Polycelis tenuis* (Ijima 1884)
et *Polycelis hepta* Hausen-Melander, Melander et Reynoldson, 1954

Ces trois espèces voisines se distinguent uniquement par des détails de leur appareil copulateur et par le nombre de leurs chromosomes :

— papille pénienne courte et massive possédant deux ou trois rangs d'épines chitineuses autour de son ouverture ; pas d'organe musculo-glandulaire ; bourse copulatrice en H.. 2 n = 16 chromosomes *P. nigra*
— papille pénienne allongée, dont la surface est recouverte d'épines chitineuses ; deux organes musculo-glandulaires (?) ; bourse copulatrice en forme de sac..... *P. tenuis* 2 n = 14 chromosomes
— papille pénienne allongée, le tiers de la surface seulement est recouvert de petits corps réfractant la lumière ; sans organe musculo-glandulaire..... *P. hepta*[1] triploïde avec 21 chromosomes

Extérieurement ces Planaires, de 12 à 15 × 2 à 3 mm, dont le bord frontal présente une petite pointe médiane, les côtés de la tête sont arrondis, possèdent de nombreux *ocelles* punctiformes. La coloration varie du gris brunâtre au noir ; quelquefois le pigment peut se rassembler pour former des taches. Parfois troglоxènes, ces *Polycelis* épigées sont eurythermes et limnophiles.

Polycelis benazzii de Beauchamp, 1955
(figure 2, 2)

Loc. : Italie.

Ligurie ; Savona, Toirano, Carpenazzo, Grotte Tana di Spettari.

Diagnose.

Dépigmentée en grande partie, quelques chromatophores présents seulement sur le pharynx ; neuf à dix *yeux*, non latéraux. Taille : 6 à 13 × 0,5 à 4 mm.

Testicules ventraux pré-pharyngiens.

Pénis conique dont la papille présente une couche musculaire circulaire. Trois organes musculo-glandulaires débouchent dans la cavité de l'atrium commun. Abouchement de l'oviducte commun dans le bas de l'atrium mâle.

6. Genre Phagocata Leidy, 1847

Syn. : *Planaria* Müller, 1776 (*in part.*) ; *Albiplanaria* Komarek, 1926 ; *Fonticola* Komarek, 1926 ; Kenk, 1930, 1935 ; Hyman, 1937 ; *Penecurva* Livanov et Zabusova, 1940.

Phagocata gracilis (Haldeman, 1840) est l'espèce type de ce genre qui comprend une trentaine d'espèces réparties dans tout l'hémisphère nord, dont beaucoup peuplent les eaux souterraines.

Les *Phagocata* sont d'assez petite taille, elles atteignent au maximum 15 mm. La partie antérieure est tronquée, sans auricules nets. Les yeux sont généralement au nombre de deux, ils peuvent également être absents.

1. La validité de cette espèce est discutée par Le Moigne (1962) et Benazzi (1963).

Source : MNHN, Paris

Les testicules s'étendent sur tout le corps, jusqu'à l'extrémité postérieure. Les oviductes pairs se réunissent en un oviducte commun débouchant dans le haut de l'atrium mâle, sans entourer le canal de la bourse. Bulbe pénien et papille bien développés ; les canaux déférents pénètrent séparément dans le bulbe pénien, la vésicule séminale peut être présente ou non, le sperme est généralement contenu dans un spermatophore secrété par le pénis.

Pas d'organe musculo-glandulaire. Quelques espèces sont polypharyngiennes.

Komarek (1926) distinguait, d'après la taille du pénis et la présence de la vésicule séminale, les *Fonticola* et les *Albiplanaria*. De Beauchamp (1932) montrait que cette distinction était sans objet, les secondes n'étant que des variétés des premières. D'autre part, Kenk (1930 et 1935 *b*) introduisait dans *Fonticola* des formes américaines et demandait une nouvelle définition du genre, tout d'abord défini par la polypharyngie du type. Celle-ci était donnée par Hyman (1937 *a*) qui a réexhumé le terme de *Phagocata*.

Depuis lors, aucune solution valable n'a été fournie permettant de distinguer les *Fonticola*, au sens où l'entend de Beauchamp, des *Phagocata s. str.*

Reisinger (1960) trouvant le terme pratique, baptisait « Die weissen Planariiden », les *Fonticola* que de Beauchamp différenciait pour des raisons d'écologie et de zoogéographie, considérant qu'il n'y avait pas de *Phagocata* proprement dites en Europe (1958, p. 13). Cependant Dahm (1964) écrivait « It is probable that the latter genus (*Phagocata*) is an unnatural mixture of species with ill-defined generic characters, but until this is definitely proved by comparative analysis the validity of Hyman's nomenclatorial revision must be accepted ».

Il est bien certain qu'en nous limitant à l'étude de l'appareil copulateur, aucune différence essentielle n'apparaît entre les espèces d'Europe et celles des autres continents. Toutefois, de Beauchamp signale que « Dans toutes les *Fonticola* il existe une portion du canal éjaculateur qui reçoit des glandes prenant principalement l'éosine et sécrétant manifestement la substance chitinoïde qui forme la paroi du spermatophore. Ce spermatophore se rencontre chez les formes européennes, il n'a été signalé, en Amérique, que pour *M. morgani*.

Chez les *Fonticola* également, le canal de la bourse embrasse l'oviducte gauche, avant qu'il ne se réunisse avec l'oviducte droit en un tronc commun.

a) *Liste des espèces américaines et asiatiques.*

Différents auteurs ont donné la description d'une vingtaine d'espèces non européennes.

- Espèces américaines ; clef de détermination dans Carpenter (1969, pp. 280-281).

Espèces *dépigmentées* :

P. bursaperforata Darlington, 1959 — anophthalme,
P. cavernicola Hyman, 1954,
P. subterranea (= *P. gracilis*) Hyman, 1937 — polypharyngée,
P. morgani morgani (Stevens et Boring, 1906), Hyman (1937 *a*),
P. morgani polycelis Kenk, 1935,
P. nivea Kenk, 1953,
P. oregonensis Hyman, 1963,
P. tahoena Kawakatsu, 1968 ; Kenk (1970).

Espèces *pigmentées* :

P. bulbosa Kenk, 1970,
P. crenophila Carpenter, 1969 ; Kenk (1970),
P. gracilis gracilis (Haldeman, 1840),
P. gracilis woodworthi Hyman, 1937,

Source : MNHN, Paris

P. gracilis monopharyngea Hyman, 1945,
P. velata (Stringer, 1909), Hyman (1937 *a*),
P. vernalis Kenk, 1944.

• ESPÈCES JAPONAISES ET ASIATIQUES.

Espèces *dépigmentées* :

P. albata Ichikawa et Kawakatsu, 1962,
P. coarctata Arndt, 1922 (= *P. pellucida*, Ijima et Kaburaki, 1916, d'après Arndt, 1924, p. 245),
P. tenella Ichikawa et Kawakatsu, 1963.

Espèces *pigmentées* :

P. armeniaca (Komarek, 1916), de Beauchamp (1958),
P. iwamai Ichikawa et Kawakatsu, 1962,
P. kawakatsui Okugawa, 1956,
P. miyadii Okugawa, 1939,
P. papillifera Ijima et Kaburaki, 1916,
P. teshirogi Ichikawa et Kawakatsu, 1962,
P. uénoi Okugawa, 1939,
P. vivida Ijima et Kaburaki, 1916 [= *P.* (*Penecurva*) *siverica* Zabusov].

Les auteurs russes (Livanow et Zabusova) décrivent un certain nombre d'espèces provenant du Lac Teletzoë et de ruisseaux environnants de l'Altaï et créent un nouveau genre *Penecurva* pour certaines d'entre elles : « Ce sont les formes inuligènes qui habitent les confins septentrionaux de l'Asie centrale et s'étendent à l'Est jusqu'à l'Océan Pacifique ; elles manquent totalement dans la faune européenne » (1940, p. 154) :

P. altaica, *P. paravittoides*, *P.* (*Penecurva*) *mesorchis* qui comporte la variété *praeputialis*, *P.* (*Penecurva*) *teletzkiana* avec la variété *longopharyngea*.

En fait, il est délicat de les différencier des *Phagocata s. str.* ; le pénis asymétrique, à plus fort développement dorsal, ne paraît pas correspondre à un caractère générique important, pas davantage que l'ouverture de la lumière du pénis s'effectuant ventralement, en dessous de l'extrémité de la papille, caractère que l'on observe chez *P. nivea* et *P. morgani*.

b) Les *espèces européennes* sont peu nombreuses et beaucoup mieux connues que les précédentes. Pour toutes les raisons données par de Beauchamp et par Reisinger, et qui me semblent justifiées, il convient de regrouper les formes d'Europe. Cette position est également défendue par Stankovic (1960, p. 176).

Il est difficile cependant de conserver les *Fonticola* en tant que genre. La présence des spermatophores n'est pas, à elle seul, un critère suffisant pour justifier la validité de ce genre (des spermatophores ont été observés chez quelques *D. gonocephala*) et pas davantage la dépigmentation et la réduction des yeux. Tant qu'une étude comparative de ces espèces européennes et des espèces américaines n'aura pas permis de résoudre définitivement ce problème, je tiendrai *Fonticola* pour un sous-genre strictement européen.

Le sous-genre FONTICOLA

Les *Fonticola* doivent peupler de façon homogène l'Europe occidentale car il est certain que nous manquons encore d'informations pour de nombreuses régions. L'aire de répartition des différentes espèces apparaît sur la carte de la figure 4. *Fonticola vitta* est la plus répandue et la mieux connue ; son pénis présente la structure la plus simple ; c'est par elle que commencera cette énumération, bien que l'espèce type soit *P. olivacea*.

Source : MNHN, Paris

Phagocata (*Fonticola*) *vitta* (Dugès, 1830)
(figure 2, 3)

Syn. : *Planaria vitta* Dugès, 1830 ; *P. macrocephala* Fries (1879) ; *Fonticola vitta* Komarek (1926) ; de Beauchamp (1932) ; *Phagocata vitta* Hyman (1937).

Loc. : *P. vitta* possède une vaste distribution européenne (Gislen, 1946). Elle est signalée des Iles Baléares, Pologne, Tchécoslovaquie, Suède, Iles Britanniques, Allemagne du Nord, Belgique (Province de Namur, grotte de Han-sur-Lesse ; Vendrix, 1961), Luxembourg (Lingserbach : « ruisselet en communication avec les eaux qui sont accumulées à l'intérieur des mines de galène abandonnées d'Allerborn », Hoffmann, 1963 *b*).

FIG. 4. — Distribution, en Europe, du genre *Phagocata*, sous-genre *Fonticola*.

En France, de Beauchamp (1932, p. 274) donne une liste des stations de récoltes de cette espèce.

Dans les Pyrénées elle n'est pas rare et j'ai pu en recueillir à de nombreuses reprises dans les sources temporaires, les sous-écoulements des ruisseaux et les grottes (assez souvent les individus étant asexués il est impossible de les rattacher avec certitude à cette espèce car il n'est tenu compte dans ce cas que de l'aspect extérieur).

Département de l'Ardèche ; grotte des Huguenots, 18 individus sexués (leg. et coll F. Lescher-Moutoué et L. Juberthie, août 1966).

Département de la Saône-et-Loire ; Louhans, nappe alluviale de la Seille, une cinquantaine d'individus (leg. et coll. G. Magniez, janvier 1970).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

La forme de l'extrémité antérieure varie légèrement suivant les populations. Dépigmentée ; deux petits *yeux* écartés du cinquième au sixième de la largeur de la tête à leur niveau. Taille variable : 6 à 14 × 1 à 2 mm.

Coecums = 10 à 12 supérieurs et 20 à 25 inférieurs. Testicules sur toute la longueur du corps.

Pénis court ; canal éjaculateur plus ou moins bien défini, ouvrant dans une cavité prépuntiale caractéristique. Spermatophore à queue courte. Oviducte gauche embrassé par le canal de la bourse.

Nombre de chromosomes variable : 2 n = 21 à 2 n = 70 ; multiples de 7, nombre de base (Dahm, 1964, p. 489).

Phagocata (*Fonticola*) *albissima* (Vejdovsky, 1883)

(figure 2, 4)

Syn. : *Planaria albissima* Vejdovsky, 1883 ; *Albiplanaria albissima* Komarek (1926) ; *Fonticola albissima* Kenk (1930).

Loc. : Yougoslavie.

Herzégovine ; Rijeka du Cernicko Polje (de Beauchamp, 1937 *b*).

Loc. : Tchécoslovaquie.

Bohême.

Loc. : France.

Département de la Meurthe-et-Moselle ; Saint-Nicolas-de-Port, source.

Département de la Moselle ; bois de Gondrewange, source (de Beauchamp, 1932, pp. 307-308).

Selon Dahm (com. pers.) cette espèce a été signalée par erreur du Danemark, lac Esrom (Berg, 1938, p. 42).

Diagnose.

Dépigmentée, deux petits *yeux* à écartement variable. Taille = 10 mm.

Coecums supérieurs = 10 à 12, inférieurs = 18.

Pénis long et cylindrique, sans cavité prépuntiale, à bulbe plat musclé. Canaux déférents à musculature circulaire. Spermatophore ovoïde à long pédicule distinct.

Nombre de chromosomes 2 n = 36 (Dahm, 1964, p. 491). Montre peu de facilité à régénérer.

Phagocata (*Fonticola*) *illyrica* (Komarek, 1919)

Syn. : *Planaria illyrica* Komarek, 1919 ; *P. macedonica* Stankovic, 1926 ; *Albiplanaria macedonica* Stankovic et Komarek (1927) ; *Fonticola illyrica* Kenk (1930) ; *F. albissima* var. *illyrica* de Beauchamp (1932).

Loc. : Yougoslavie.

Macédoine centrale et occidentale, dans de nombreuses sources de montagne (souvent avec *C. montenigrina* ; Stankovic et Komarek, 1927, p. 631).

Herzégovine ; Trebinje, Vrelo Lusac, résurgences temporaires ; nombreuses stations signalées par de Beauchamp (1937 *b*, p. 360).

Loc. : Bulgarie.

Sources aux environs de Sofia (Chichkoff, 1924).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

La mise en synonymie de *P. illyrica* et *macedonica* est due à Komarek (1953 *a*, p. 277).

Dépigmentée, deux *yeux* assez gros et écartés. Taille : 7 à 13 × 5 mm.

Long pénis, à forte musculature circulaire périphérique, faisant saillie par le pore génital ; petite vésicule séminale ; canaux déférents accolés ; musculature renforcée au niveau de l'abouchement du canal de la bourse dans l'atrium commun.

Spermatophore à queue bien développée, mais plus courte que pour *P. albissima*.

Espèce intermédiaire entre *P. albissima* et *P. ochridana*.

Phagocata (*Fonticola*) *ochridana* (Stankovic et Komarek, 1927)

Syn. : *Fonticola dalmatica* Stankovic et Komarek, 1927 ; *Fonticola albissima* var. *dalmatica* de Beauchamp (1932).

Loc. : Espèce balkanique.

Yougoslavie.

Dalmatie ; Sinjski Hau, source Kosinac.

Slovénie ; Trieste, Crna Jama (Biospeologica : XXXIX, p. 296 ; LIV, p. 580).

Bord du lac d'Ohrid.

Grèce.

Corinthie ; bord de la mer Égée (Stankovic, 1934).

Diagnose.

Dépigmentée, deux petits *yeux*. Taille = 4 à 8 mm.

Pénis conique affleurant l'orifice du canal de la bourse. Canaux déférents réunis dans le haut de la papille pénienne, débouchant dans une ébauche de vésicule séminale à « frange » en entonnoir, caractéristique, plus longue que pour *P. macedonica*.

Glandes du canal éjaculateur très nettes.

Nombre de chromosomes 2 n = 32 (Dahm, 1964, p. 497).

Phagocata (*Fonticola*) *bosniaca* (Stankovic, 1926)

Syn. : *Planaria bosniaca* Stankovic, 1926 ; *Fonticola bosniaca* Stankovic et Komarek (1927) ; *F. albissima catalaunica* de Beauchamp, 1932 (1937 *b*, p. 362).

Loc. : Yougoslavie.

Bosnie ; Sarajevo, source de la Bosna, Illidza Banjva (avec *C. montenigrina*).

Slovénie ; Kocevje, Ljubljana, grottes et sources de la région.

Loc. : France.

Département de la Marne ; Somme, Vesle, sources.

Diagnose.

Dépigmentée, deux petits *yeux*. Taille = 7 à 10 × 2 à 2,5 mm.

Pénis important à grande vésicule séminale dont les hautes cellules forment un repli qui descend vers l'extrémité de la papille. Ce septum est caractéristique de l'espèce ; forme de passage entre *P. albissima* et *P. olivacea*.

Source : MNHN, Paris

Phagocata (*Fonticola*) *olivacea* (Schmidt, 1862)

Syn. : *Planoria olivacea* Schmidt, 1862 ; *Fonticola olivacea* Stankovic et Komarek (1927).

Espèce type de l'ancien genre *Fonticola*.

Loc. : Grèce.

Iles Ioniennes : Corfou, en aval de El Canon, dans un fossé, et Céphalonie. Endémique strict.

Diagnose.

Dépigmentée, deux *yeux* assez grands et écartés. Taille = 10 à 15 mm.

Coecums supérieurs et inférieurs au nombre d'une quinzaine. Testicules ventraux sur toute la longueur du corps.

Pénis conique, assez trapu à bulbe musculeux ; canaux déférents réunis en T débouchant dans une vésicule arrondie tapissée de hautes cellules peu distinctes du canal éjaculateur. Le canal de la bourse débouche du côté droit de l'atrium génital.

Phagocata (*Fonticola*) *paravitta* (Reisinger, 1923)

Syn. : *Planaria paravitta* Reisinger, 1923 ; *Fonticola paravitta* Komarek (1926) ; Kenk (1930).

Loc. : Autriche.

Styrie ; environs de Graz, semble confinée dans les Alpes orientales et absente dans la région dinarique.

Diagnose.

Dépigmentée, deux petits *yeux* très rapprochés. Taille = 12 mm.

Testicules ventraux.

Pénis court, conique, à vésicule large et canal éjaculateur tapissé d'un épithélium à cellules très éosinophiles. Spermatophores pédonculés. Glandes éosinophiles très nombreuses, caractéristiques de l'espèce.

Nombre de chromosomes 2 n = 34 (Dahm, 1964, p. 491).

Phagocata (*Fonticola*) *maculata* (Stankovic, 1937)

Loc. : Yougoslavie.

Lac d'Ohrid ; espèce lacustre, endémique strict.

Diagnose.

Large tache brune sur le tiers antérieur du dos de l'animal ; deux petits *yeux* très rapprochés. Taille inférieure à 6 ou 7 mm.

Petit pénis conique, étiré, à musculature périphérique puissante ; pas de vésicule séminale.

Phagocata (*Fonticola*) *undulata* (Stankovic, 1960)

Loc. : Yougoslavie.

Lac d'Ohrid ; espèce lacustre, endémique strict, caractérisée par les bords latéraux du corps ondulés et dentelés.

Source : MNHN, Paris

Phagocata (*Fonticola*) *leptophallus* (Reisinger, 1962)

Loc. : Autriche.

Styrie ; Radkersburg.

Diagnose.

Papille pénienne effilée et bulbe important ; pas de glandes au niveau du canal éjaculateur.

7. Genre Atrioplanaria de Beauchamp, 1932

Ce genre créé par de Beauchamp pour l'espèce unique *A. racovitzai* (1932, p. 334), forme isolée à atrium copulateur précédé par l'atrium mâle et dont le pénis possède une structure particulière, a été par la suite ramené au rang de sous-genre de *Fonticola* par Kenk (1936 *a*). Je pense que cette suppression du genre est injustifiée. En effet, l'ensemble des caractères qui le définissent (bien qu'ils ne soient pas remarquables lorsqu'ils sont considérés séparément) constitue un tout homogène qui justifie parfaitement le maintien de cette coupure systématique. Actuellement, la connaissance d'un plus grand nombre de Triclades qui présentent de semblables caractères, plaide en faveur de ce maintien.

L'aspect extérieur des *Atrioplanaria*, dépigmentées, permet de les différencier aisément des autres Planariidae et même des *Phagocata* avec lesquelles certains auteurs les confondent.

Filiformes, à partie antérieure pourvue de deux petits tentacules mobiles dressés pendant la marche, elles possèdent un pharynx et un appareil copulateur situés très en arrière du corps. Les testicules prépharyngiens s'alignent sur deux rangées parallèles, soit ventralement soit dorsalement. Dans le pénis libre, plus ou moins développé, débouchent séparément les canaux déférents en formant un appendice interne saillant au niveau de la vésicule séminale. L'atrium mâle, dans lequel s'ouvre l'oviducte impair, est distinct de l'atrium commun. Les spermatophores sont inconnus dans ce genre.

Ce genre, propre à l'Europe, comprend un petit nombre d'espèces (figure 5) dont la dispersion géographique s'étend actuellement de l'Espagne aux Carpathes (Bihar). Il s'agit de formes hypogées, liées aux eaux souterraines continentales. Elles ont été récoltées dans des gours de grottes, ou des sources temporaires.

Atrioplanaria racovitzai (de Beauchamp, 1928)
(figure 6, 1)

Syn. : *Planaria racovitzai* de Beauchamp, 1928 ; *Fonticola prosorchis* Kenk, 1937.

Loc. : Roumanie.

Bihar ; Vascau : Baita, source Izvorul Crisului negru (Biospeologica : LIV, p. 489 ; Leruth, 1939 *a*, p. 36).

- Bradet, grotte Tartaroaei (Biospeologica : LIV, p. 402 ; Leruth, 1939 *a*, p. 42).
- Magura, grotte Coliboaia (Biospeologica : LIV, p. 458 ; Leruth, 1939 *a*, p. 40).
- plasa Beius, Ferice, grotte Ferico (Leruth, 1939 *a*, p. 43).

Loc. : Autriche.

Aux environs de Gratz, source temporaire. Il s'agit là de la station type de l'espèce décrite par Kenk sous le nom de *Fonticola prosorchis*, déjà mise en synonymie avec *A. racovitzai* par Reisinger (1960, p. 291) et Dahm (1964, p. 488).

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie ; Markovscina, grotte Dimnice (Biospeologica : LIV, p. 579 ; LXXII, p. 135 ; LXXVII, p. 431). Race anophthalme (Gourbault, 1969 *b*).

Source : MNHN, Paris

Loc. : Espagne.

Madrid ; Guadalajara, Guadarama, nappe alluviale du Hénares (Gourbault, 1971).

Diagnose.

Dépigmentée, deux petits *yeux* pour le type de l'espèce. Taille 4,5 à 7 × 1 à 2 mm.

Testicules ventraux alignés sur deux rangées, prépharyngiens.

Caecums digestifs au nombre de 25 sur la branche impaire et d'une quinzaine sur les branches paires.

Pénis court, dévié ventralement, comportant un appendice interne bien développé et une vésicule séminale sphérique. Importante musculature de l'atrium mâle et puissant sphincter le séparant de l'atrium commun. L'oviducte gauche est embrassé par le canal de la bourse, l'oviducte impair débouche à l'extrémité de l'atrium mâle.

Nombre chromosomique 2 n = 52 (Dahm, 1964, p. 497).

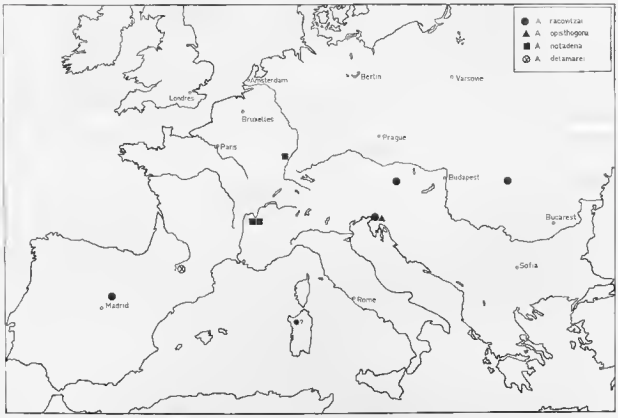


FIG. 5. — Distribution, en Europe, du genre *Atrioplanaria*.

Atrioplanaria sp. (Benazzi, 1938)

Loc. : Italie.

Sardaigne ; Sassari, petit ruisseau à sec pendant une grande partie de l'année.

Il doit s'agir d'*A. racovitzai* puisque Benazzi rapporte à *A. prosorchis* cette espèce insulaire. Cependant Dahm (1964, p. 501) observe des différences dans le nombre de chromosomes des deux espèces puisqu'il obtient pour celle-ci 2 n = 46.

Source : MNHN, Paris

Atrioplanaria opisthogona (Kenk, 1936)

Syn. : *Fonticola opisthogona* Kenk, 1936 ; *Atrioplanaria opisthogona* de Beauchamp (1937).

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie ; Ljubljana, Petkovce, grotte Godobovska.

Diagnose (d'après un seul individu).

Dépigmentée et anophthalme. Taille de 10 × 1 mm.

Ne diffère d'*A. racovitzai* que par l'absence d'yeux et le plus grand développement du pénis et de son appendice interne ; pourrait donc correspondre à la race anophthalme connue de la grotte Dimnice.

Atrioplanaria notadena de Beauchamp, 1937
(figure 6, 2)

Syn. : *Fonticola* (*Atrioplanaria*) *notadena* de Beauchamp (1949).

Loc. : France.

Département de l'Isère ; La Tour du Pin, grotte de la Balme (Ginet, 1951, 1961 ; Ginet et Puglisi, 1964).

Département de la Savoie ; Aix-les-Bains, source captée.

Département du Bas-Rhin ; bras mort de la Bruche entre Entzheim et Holzheim. En forêt de Neuhof, au Sud de Strasbourg, dans une flaque d'eau.

Diagnose.

Dépigmentée, deux très petits *yeux*. Taille : 10 à 12 × 1 mm.

Testicules ventraux sur deux rangées régulières. Énorme développement des glandes roses de la face dorsale.

Bulbe pénien arrondi, un seul canal déférent impair (réunion des deux canaux pairs) qui débouche dans la vésicule séminale.

Pénis plus long que le bulbe, papille mince. Atrium mâle à musculature circulaire très puissante.

Atrioplanaria delamarei Gourbault, 1969
(figure 6, 3)

Loc. : France.

Département de l'Ariège ; *Durban-sur-Arize, source temporaire, en prairie (*loc. typ.*).

- *Campet, Moulis, source temporaire (leg. et coll. F. Lescher-Moutoué).
- *Eaux du sous-écoulement du Nert (Gourbault et Lescher-Moutoué, 1968).

Diagnose.

Dépigmentée, deux petits *yeux*. Taille : 7 à 8 × 1,5 mm.

Testicules dorsaux, prépharyngiens. Appareil copulateur éloigné de la bouche.

Bulbe dont la musculature longitudinale se prolonge et recouvre l'atrium mâle. Papille trois fois plus longue que le bulbe, effilée, emplit les atriums ; son appendice interne est très long et peut même faire saillie par le pore génital. Atrium mâle à musculature très développée qui s'interrompt au niveau de l'atrium commun situé au-dessous de l'oviducte commun.

Source : MNHN, Paris

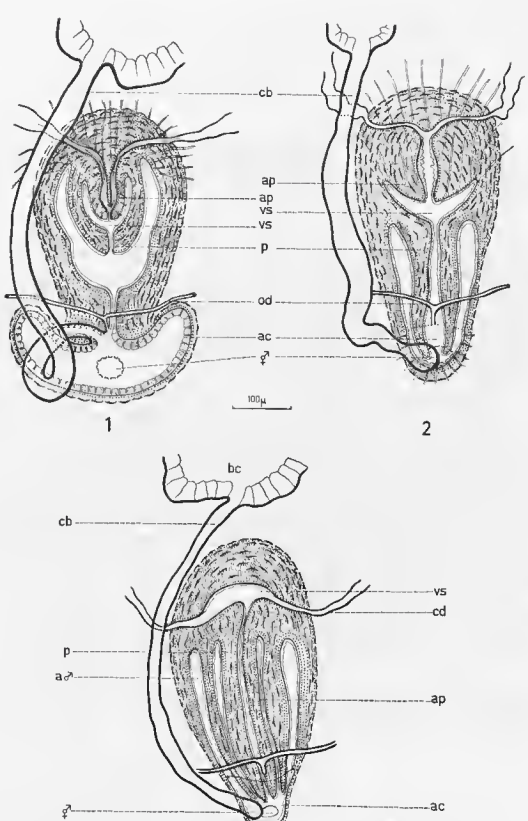


FIG. 6. — Schémas d'appareils copulateurs de Planariidae hypogées, en vue dorsale : **1**. — *Atriaplanaria racovitzai* ; 2. — *A. notadena* ; 3. — *A. delamarei* (schémas 1 et 2 redessinés d'après les coupes et les figures de de Beauchamp). *ap*, appendice interne ; *od*, oviductes pairs ; *vs*, vésicule séminale.

Source : MNHN, Paris

III. — *CONCLUSION*

Des douze genres de Planariidae définis précédemment (en faisant toutefois abstraction des genres américains possédant un organe adhésif céphalique antérieur bien développé, regroupés en Kenkiidae par Hyman), sept sont représentés dans la faune d'Europe et, parmi ceux-ci, trois seulement sont les hôtes habituels et même exclusifs des eaux souterraines.

Ce sont :

— les *Plagnolia*, caractérisées par le double abouchement de l'oviducte commun dont un diverticule étroit se jette dans l'atrium mâle, alors que la portion qui reçoit les glandes coquillières souvre à la base du canal de la bourse.

— les *Phagocata*, limitées en Europe au sous-genre *Fonticola* isolé pour des raisons écologiques et biogéographiques, dont l'oviducte commun débouche dans le haut de l'atrium mâle et chez lesquelles on observe régulièrement la présence d'un spermatophore.

— les *Atrioplanaria*, voisines des précédentes, mais dépourvues de spermatophores du fait même de la constitution du pénis à appendice interne saillant au niveau de la vésicule séminale et chez lesquelles les deux atriums sont nettement distincts.

Ces trois genres possèdent en commun le caractère de dépigmentation qui est une des manifestations les plus classiques et les plus courantes du type cavernicole (Vandel, 1964, p. 478). Certaines espèces ou encore certaines races peuvent être anophthalmes ; mais alors que l'absence totale d'yeux ne s'observe que rarement chez les *Planariidae* (*Plagnolia*), la réduction des yeux est toujours nette pour ces formes hypogées comme c'est le cas, par exemple, chez toutes les *Fonticola*.

Les représentants de la famille des Planariidae sont abondants dans les eaux plutôt froides et courantes (les eaux très froides ne sont supportées généralement que par les *Crenobia*) et peuplent surtout la zone tempérée de l'hémisphère boréal. En Europe les formes hypogées s'étendent, comme l'indiquent les cartes de répartition des espèces, de l'Angleterre à l'Espagne [1] et l'Italie, vers la Péninsule des Balkans karstiques dont la faune est d'une grande richesse. Par contre, la Russie d'Europe ne renferme, semble-t-il, aucune de ces formes hypogées ; seuls les genres *Polycelis* et *Dugesia* ainsi que des formes épigées de *Phagocata* y ont été signalés.

A la lecture de cette revue monographique des Triclades Palulicoles, il apparaît que la famille des Planariidae est peu représentée dans la faune hypogée d'Europe, puisque, à ce jour, nous ne connaissons que quinze espèces véritablement inféodées aux eaux souterraines continentales ; la grande majorité des autres formes mène un mode de vie épigé.

En revanche, cette proportion s'inverse totalement pour la famille des Dendrocoelidae.

1. L'Espagne étant jusqu'à présent peu prospectée, il n'est pas possible de conclure à la pauvreté apparente de son peuplement en Planariidae obscuricoles.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LES DENDROCOELIDAE

Les Dendrocoelidae sont caractérisés morphologiquement par l'alternance régulière des couches de fibres longitudinales et circulaires de la zone interne du pharynx. La présence de l'organe adhésif n'est pas obligatoire, pas davantage que celle de l'organe musculo-glandulaire, généralement bien différencié. Les espèces de Dendrocoelidae actuellement reconnues se répartissent en neuf genres (à l'exception des genres strictement asiatiques) dont le plus important est le genre *Dendrocoelum* qui renferme la plupart des formes hypogées récoltées en Europe et qui n'est représenté sur aucun autre continent.

I. — *CLASSIFICATION A L'ÉCHELON GÉNÉRIQUE*

En tenant compte des seuls caractères anatomiques et en prenant pour base de détermination les caractéristiques de l'appareil copulateur, et tout particulièrement du pénis, ainsi que les variations de la musculature du pharynx et l'abouchement des oviductes communs, il convient d'envisager la classification donnée ci-après.

Les Dendrocoelidae constituent un groupe complexe dont l'étude laisse apparaître qu'un moyen commode de division réside dans la présence ou l'absence de l'organe musculo-glandulaire. L'introduction de cet élément permet de distinguer deux groupes dans cette famille représentée en Europe par certains des genres inclus dans les sections A et B du tableau suivant :

A. — *Formes pourvues d'un organe musculo-glandulaire*

— Oviductes fusionnés débouchant dans l'atrium commun..... *Miodendrocoelum*, genre monospécifique de Bourgogne.

— Oviductes fusionnés débouchant dans l'atrium mâle

• Organe musculo-glandulaire saillant directement dans l'atrium commun..... *Dendrocoelum*, genre européen.

• Organe musculo-glandulaire ayant migré vers le haut ; présence d'un pore supplémentaire ..... *Acromyadenium*, genre monospécifique, propre à l'Afrique du Nord.

B. — *Formes dépourvues d'organe musculo-glandulaire*

— Pénis à papille bien développée et bulbe à structure simple ; organe adhésif très différencié en forme de ventouse, quand il existe..... *Dendrocoelopsis*, genre holarctique.

Source : MNHN, Paris

— Pénis rudimentaire : organe adhésif très développé..... *Bdellocephala*, genre eurasien.

— Disparition de la papille pénienne ; vésicule glandulaire confondue avec l'atrium mâle. *Rectocephala*, genre holarctique.

— Pénis à bulbe massif cylindrique, à deux couches musculaires concentriques séparées par une couche qui n'est pas musculaire ; papille nette et grande vésicule glandulaire.. *Provotyla*, genre nord-américain.

— Pénis noyé dans ses glandes hypertrophiées..... *Macrocotyla*, genre monospécifique nord-américain.

C. — *Formes pourvues d'organes musculo-glandulaires multiples (ou dépourvues d'o. m. g.)* ; planiculées. *Sorocelis*, genre holarctique, à l'exception de l'Europe.

La famille des Dendrocoelidae, ainsi délimitée, rassemble des genres [1] possédant en commun, en dehors des caractères d'anatomie interne déjà signalés, un certain nombre de constantes qui permettent de reconnaître une morphologie externe commune à l'ensemble des Dendrocoelidae européens. Cet aspect dendrocoelien, particulier à ces formes, est lié à la dépigmentation, à la taille relativement grande des individus dont le corps montre de larges lobes céphaliques et des bords latéraux nettement ondulés, à la présence fréquente d'un organe adhésif antérieur.

Dans l'exposé qui va suivre je traiterai en détail uniquement des genres représentés en Europe. Les autres genres seront simplement cités pour mémoire.

Ainsi le genre *Procotyla* Leidy, 1857, ne compte que deux espèces nord américaines : *Procotyla fluviatilis* Leidy, 1857, et *Procotyla typhlops* Kenk, 1935 (Hyman, 1945, 1955).

Le genre *Macrocotyla* Hyman, 1956, est représenté par une seule espèce obscuricole à organe adhésif très développé : *Macrocotyla glandulosa* Hyman, 1956.

Le genre *Sorocelis* Gruhe, 1872, groupe des formes très diverses car il rassemble tous les Dendrocoelidae planiculés à organes musculo-glandulaires multiples. En dehors des espèces asiatiques, surtout nombreuses dans le lac Baïkal où elles sembleraient avoir pris naissance, une espèce dépigmentée a été signalée en Amérique du Nord : *Sorocelis americana* Hyman, 1939.

II. — *ÉTUDE DES DIFFÉRENTS GENRES ET ESPÈCES EUROPÉENS*

Pour des raisons d'ordre pratique signalées précédemment, cet exposé de la classification des Dendrocoelidae débutera par les formes qui possèdent un organe musculo-glandulaire de même type, caractéristique du genre *Dendrocoelum*. Parmi ces formes, qui regroupent également les deux genres monospécifiques *Miodendrocoelum* et *Acromyadenium*, les *Dendrocoelum* renferment la presque totalité des espèces, essentiellement hypogées. Ce genre présente une vaste répartition géographique mais uniquement européenne. C'est le plus diversifié des genres de la famille des Dendrocoelidae.

1. De nombreux genres, tous asiatiques, bien représentés en particulier dans le Baïkal, ne figurent pas dans cette classification mais doivent cependant être signalés. Ce sont des genres très différents des *Dendrocoelum* européens et qui présentent souvent des caractères curieux (ventouses véritables, papilles dorsales...), Ainsi *Procotylus*, *Polycotylus*, *Podaplana*, *Archicotylus* et *Monocotylus* Korotneff, *Dicotylus* Gruhe, *Thysanoplana* Graff, *Armilla* Livanov, *Rimacephalus* Zabusov, *Caspioplana* Zabusova, *Baicalobia* Kenk, *Hyperbuthina* Livanov et Porfierjeva.

Source : MNHN, Paris

A. — Formes pourvues d'un organe musculo-glandulaire

a) Genre Dendrocoelum Oersted, 1844

Ce genre est représenté par une série de formes de grande taille, dépigmentées dans l'ensemble (exception faite de certains *Neodendrocoelum*). L'extrémité céphalique présente deux lobes céphaliques arrondis. La différenciation de l'organe adhésif peut être plus ou moins poussée. Les yeux sont généralement absents ; lorsqu'ils existent leur disposition et leur nombre varient.

La forme du pénis, qui est libre dans l'atrium mâle, diffère selon les sous-genres considérés. Les oviductes se réunissent en un ovidncte commun qui débouche dans l'atrium mâle, juste à sa jonction avec l'atrium commun. L'organe musculo-glandulaire très différencié se retrouve chez toutes les espèces, il fait directement saillie dans l'atrium commun et communique avec l'extérieur par le pore génital. L'atrium génital se divise en deux cavités séparées par un rétrécissement.

Le genre *Dendrocoelum* se subdivise en huit sous-genres, tous européens (exception faite de l'un d'entre eux, *Dendrocoelides*, qui renferme une espèce nord-africaine, *D. vaillanti*, comptée ici).

Les soixante quatre espèces décrites du genre *Dendrocoelum* se répartissent inégalement dans ces huit sous-genres.

Dendrocoelides : 28 espèces et 1 variété.
Apodendrocoelum : 4 espèces.
Bolbodendrocoelum : 1 espèce.
Polycladodes : 4 espèces.
Neodendrocoelum : 13 espèces.
Palaeodendrocoelum : 2 espèces.
Eudendrocoelum : 10 espèces.
Dendrocoelum : 2 espèces.

Dans la majorité des cas, seule la constitution du pénis définit la position systématique des différentes espèces. Le pénis le plus simple est celui des *Dendrocoelides* ; celui des *Dendrocoelum s. str.* a acquis une grande complexité de par sa différenciation maximale au niveau de la papille pénienne.

Le tableau 1 (≃ figure 7) schématise les différentes variations de la forme du pénis dans les divers sous-genres de *Dendrocoelum*. Le pénis le plus simple se rencontre donc dans le sous-genre *Dendrocoelides* qui rassemble le plus grand nombre d'espèces. En prenant ce type de pénis comme référence, nous pouvons envisager un éclatement des formes selon qu'il se produit une réduction du pénis, qui peut même disparaître comme c'est le cas pour certains *Apodendrocoelum*, ou encore lorsqu'une différenciation de structure apparaît à ce niveau. L'on peut observer une tendance à l'accroissement de la taille du pénis chez *Neodendrocoelum* ; le grand développement du bulbe pénien est un phénomène rare qui ne se rencontre ici que dans le sous-genre monospécifique *Bolbodendrocoelum* (cette disposition se rencontre cependant chez certaines formes asiatiques, récemment décrites, d'*Hyperbulbina*). La papille pénienne présente une modification de structure de la base vers l'apex chez les *Eudendrocoelum*, et atteint chez *Dendrocoelum* un maximum de complexité en se différenciant en flagelle.

Les rapports entre les trois genres de Dendrocoelidae à organe musculo-glandulaire apparaissent sur cette même figure 7. Le sous-genre *Apodendrocoelum* établit un rapprochement entre *Dendrocoelum* et *Miodendrocoelum*, ce dernier se différencie en plus par la position de l'abouchement de l'oviducte commun. Les *Polycladodes* constituent un intermédiaire entre *Dendrocoelum* et *Acromyadenium*, par suite de la structure identique de leur pharynx ; leurs pénis par ailleurs sont assez semblables sur le plan morphologique.

Contrairement à la pratique habituelle qui veut que l'étude du genre *Dendrocoelum* débute par la description des *Dendrocoelum s. str.*, j'envisagerai tout d'abord le sous-genre *Dendrocoelides* puisqu'il

Source : MNHN, Paris

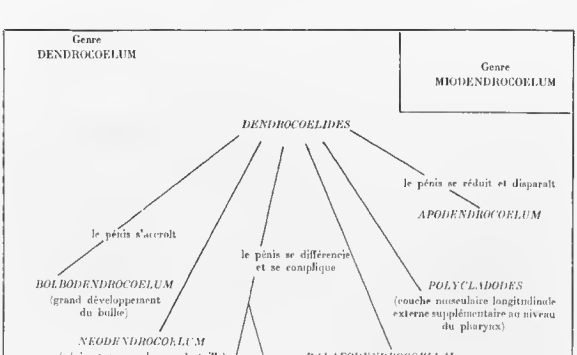


TABLEAU 1. — *Position schématique des sous-genres de* Dendrocoelum *en fonction de la constitution du pénis.*

possède, semble-t-il, la forme d'appareil copulateur qui est la moins complexe ; il renferme également les espèces de *Dendrocoelum* les plus répandues en Europe (exception faite de l'espèce ubiquiste *D. lacteum*).

1. Sous-genre DENDROCOELIDES (de Beauchamp, 1919)

De Beauchamp a créé le genre *Dendrocoelides* en raison de l'absence de flagelle caractéristique de *Dendrocoelum s. str.* Toutes les espèces qui s'y rattachent sont dépigmentées et hypogées. Ramené au rang de sous-genre, *Dendrocoelides* groupe actuellement le plus grand nombre d'espèces de *Dendrocoelum*. Il est caractérisé par :

— la faible différenciation du pénis court, peu musclé, sans flagelle,

— la vésicule séminale souvent peu différente du canal éjaculateur,

— l'abouchement des canaux déférents qui se fait généralement dans le haut de la vésicule séminale.

Source : MNHN, Paris

FIG. 7. — Schémas des variations de la morphologie du pénis dans les sous-genres de *Dendrocoelum* ; rapports des *Dendrocoelum* avec les genres *Miodendrocoelum* et *Acromyadenium*.

A l'heure actuelle, vingt-huit espèces de *Dendrocoelides* ont été décrites. Toutes ne répondent pas de manière stricte à la définition donnée plus haut, et plusieurs tendances de différenciation se dessinent à partir de l'espèce type [1] *Dendrocoelum regnardi*.

Une première tendance se manifeste chez certaines espèces qui montrent un épaississement des fibres circulaires de la papille pénienne. Ce caractère se retrouve de façon exagérée dans les sous-genres *Eudendrocoelum* et *Dendrocoelum* chez lesquels l'extrémité de la papille correspond à un flagelle, dépourvu de gaine musculaire et très fortement invaginable.

Le sous-genre *Dendrocoelides* doit inclure également certaines formes se rapprochant du type *D. cavaticum* [2]. Chez celles-ci le pénis est plus différencié ; la vésicule séminale se situe au-dessus de l'insertion des canaux déférents.

1. Il faut noter que l'espèce type désignée par de Beauchamp peut être également prise comme point de départ dans cette tentative de classement, car elle correspond à un type morphologique moyen dont on peut faire dériver les autres formes.

2. Pour lequel Kenk, 1930, a créé un sous-genre *Paradendrocoelum* en se basant sur un caractère (passage des oviductes entre l'atrium mâle et le canal de la bourse) dont Codreanu a mis en évidence la variabilité dans une même espèce. Le sous-genre de Kenk ne peut donc être conservé.

Source : MNHN, Paris

Enfin une dernière tendance se manifeste chez des espèces telles que *D. carpathicum*, qui présentent une concentration des glandes péniennes au niveau du col de la vésicule séminale, ce qui n'est pas sans rappeler le sous-genre *Apodendrocoelum*.

Ces quelques considérations permettent de classer la majorité des espèces en quatre groupes assez homogènes ; un petit nombre d'entre elles ne peuvent cependant entrer dans aucune de ces catégories.

Le premier groupe comprend les espèces les plus proches du type ; certaines sont localisées dans le Sud-Ouest de la France (il convient d'y joindre une espèce d'Afrique du Nord).

D. regnardi
D. tuzetae
D. barbei
D. abditum
D. mrazeki (+ var. *pannonicum*)
D. stenophallus

Deux autres espèces, pyrénéennes, *D. lescherae* et *D. coiffaiti*, s'intègrent dans le second groupe qui englobe les formes chez lesquelles la musculature de la papille pénienne est développée à des degrés divers ; épaisse généralement au niveau des culs-de-sac de l'atrium mâle (*D. collini*, *D. italicum*), elle peut s'étendre vers l'apex de la papille.

D. warnimonti
D. banaticum
D. clujanum
D. atriostrictum
D. debeauchampianum
D. tismanae
D. polymorphum
D. orghidani

La musculature circulaire de la papille est également présente dans le troisième groupe qui comprend des espèces dont le pénis est de grande taille, deux fois plus grand que l'organe musculoglandulaire ; *D. hankoi* et *D. spelaeum* possèdent en commun le passage de l'oviducte entre l'atrium mâle et le canal de la bourse.

Une dernière tendance, chez les *Dendrocoelides*, correspond à la concentration des glandes du pénis à la base du bulbe pénien, comme chez *D. carpathicum*, espèce dont se rapproche *D. rucovitzui*. *D. chappuisi* et *D. sphaerophallus*, récoltés en Roumanie comme le précédent *Dendrocoelum*, possèdent chacun une forte individualité au sein des *Dendrocoelides*.

Je passerai en revue les espèces de cette famille en tenant compte tout d'abord des regroupements par affinités mais aussi, dans la mesure du possible, des regroupements biogéographiques.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *regnardi* (de Beauchamp, 1919)
(figure 8, 1)

Syn. : *Dendrocoelides regnardi* de Beauchamp, 1919 ; *Dendrocoelum regnardi* Kumarik (1926) ; *D.* (*Dendrocoelum*) *regnardi* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelides*) *regnardi* de Beauchamp (1932).

Loc. : France.

Cette espèce semble bien établie dans les eaux souterraines de l'Albigeois où elle a été récoltée à plusieurs reprises (Bou, 1968, p. 456).

Département du Tarn ; Albi, *puits de la Mouline du gô ; *puits de Maseralières.

*Grotte-résurgence de Cabéou (Biospeologica : XXXIII, p. 453) ; Villeneuve-sur-Vère, puits de la Cordomarié (leg. et coll. C. Bou).

Département du Tarn-et-Garonne ; *grotte de Saint-Géry (*loc. typ.*) (Biospeologica : XXXIII, p. 463 ; LXXVII, p. 408) ; *grotte de Gourgue de Saint-Antonin (Biosprologica : XXXIII, p. 461).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme, bord frontal étroit. Peut atteindre une très grande taille = 40 × 7 mm. Organe adhésif petit et musculeux, peu de glandes.

Testicules dorsaux, très nombreux.

Pénis bien développé, court, conique, à faible musculature et plis longitudinaux caractéristiques dans sa lumière ; vésicule séminale arrondie recevant latéralement et dorsalement les canaux déférents.

Atrium mâle long et étroit ; canal de la bourse dilaté dans sa partie postérieure ; organe musculo-glandulaire présentant une vaste lumière. Long oviducte commun dirigé vers l'arrière.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *tuzetae* Gourbault, 1965
(figure 8, 2)

Loc. : France.

Département de l'Aude ; Belvis, *source dans la forêt de Callong (*loc. typ.*) et Rivel, *abreuvoir de Mathalis (Bouillon, 1964).

Département de l'Ariège ; Bélesta, gouffre des Caoujous (Société spéléologique du Plantaurel, 1961 ; leg. et coll. R. Rouch).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 13 à 20 × 2,5 mm. Organe adhésif en cupule.

11 à 13 caecums supérieurs, 16 à 18 inférieurs.

Testicules ventraux, sur toute la longueur du corps.

Pénis court, conique, très simple et parenchymateux ; large canal éjaculateur. Long oviducte commun dirigé vers l'arrière. Organe musculo-glandulaire deux fois plus grand que le pénis ; lumière bien visible.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *vaillanti* de Beauchamp, 1954
(figure 8, 3)

Loc. : Algérie.

Grande Kabylie ; col de Tagman Yakouren, ruisseau.

Diagnose.

Dépigmenté, deux petits *yeux* rapprochés. Taille = 9 × 3 mm. Pas d'organe adhésif, mais un faible abouchement glandulaire.

Une dizaine de caecums supérieurs, 20 inférieurs.

Testicules peu développés : amas de petites cellules basophiles ventrales.

Bulbe peu musculaire à nombreuses glandes ; papille pénienne longue, pleine et conique ; atrium mâle en forme de long canal à musculature circulaire doublée de fibres longitudinales.

Organe musculo-glandulaire à lumière spacieuse. Canal de la bourse très mince. Oviducte commun bifurqué au-dessous du pore génital et glandes coquillières très peu développées.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *barbei* de Beauchamp, 1956
(figure 8, 4)

Loc. : France.

Département du Gers ; Lectoure, Laucate, puits.

Source : MNHN, Paris

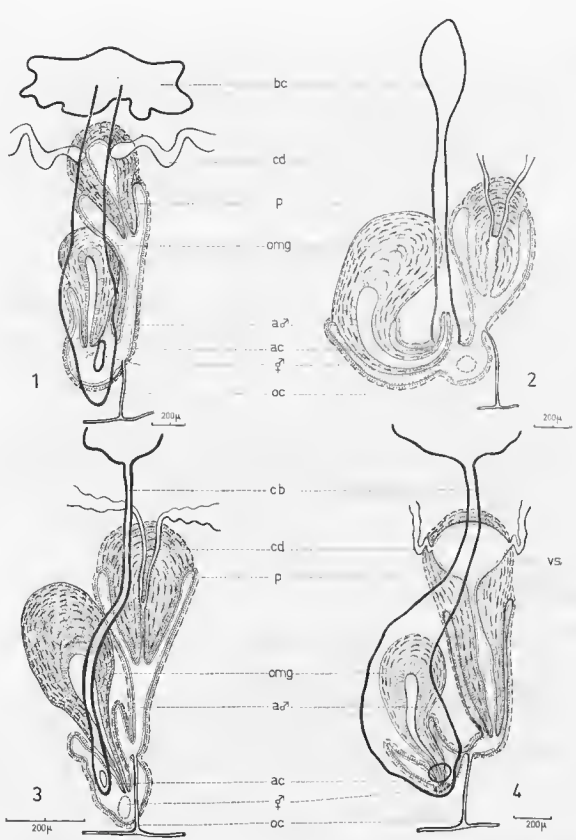


Fig. 8. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Dendrocoelides* : 1. — *D. regnardi* ; 2. — *D. luzetae* ; 3. — *D. vaillanti* ; 4. — *D. barbei* (schémas 1, 3 et 4 redessinés d'après les coupes et les figures de de Beauchamp).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme ; bords ondulés. Taille = 10 à 20 × 3 à 4,5 mm. Organe adhésif bien développé, plexus musculaire et glandes.

Caecums : 15 à 18 supérieurs, 24 à 28 inférieurs.

Testicules irréguliers, généralement dorsaux.

Pénis long, remplissant l'atrium mâle ; vésicule séminale très dilatée ; canaux déférents débouchant latéralement. Épithélium de l'atrium mâle épaissi au-dessous du pénis et plus musculeux lorsqu'il communique avec l'atrium commun. Oviducte commun long et longitudinal ; glandes coquillières peu abondantes.

Organe musculo-glandulaire à gauche du pénis, légèrement plus petit que celui-ci. Canal de la bourse très large à sa base et présentant une musculature circulaire importante, en arrière de la bourse.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *lescherae* Gourbault, 1970
(figure 9, 1)

Loc. : France.

Département de l'Ariège ; *sous-écoulement du ruisseau Le Volp.

Diagnose.

Dépigmenté, deux *yeux* très réduits. Taille : 16 × 3,5 mm. Organe adhésif apical.

Caecums digestifs : 14 à 16 antérieurs, 20 à 25 postérieurs.

Testicules le plus souvent dorsaux, nombreux et sur toute la longueur du corps.

Pénis à bulbe à musculature en coupole et papille caractérisée par une épaisse musculature circulaire diminuant vers l'apex. Dans la partie qui ne gaine pas l'atrium mâle, le pénis est entouré d'une importante musculature : une couche de fibres circulaires, plusieurs longitudinales ; son épithélium est élevé et papilleux. Organe musculo-glandulaire à gauche du pénis.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *coiffaiti* de Beauchamp, 1956
(figure 9, 2)

Loc. : France.

Département des Pyrénées-Atlantiques ; *grotte supérieure d'Ainharp (Biospeologica : LXXVII, p. 277).

Diagnose.

Dépigmenté, deux *yeux* petits et rapprochés. Taille : 18 × 4 à 5 mm. Organe adhésif nettement glandulaire.

Caecums digestifs très ramifiés et anastomosés.

Petits testicules généralement dorsaux.

Pénis à bulbe court et peu musculeux ; la musculature périphérique circulaire de la papille présente un renforcement qui détermine une constriction bien visible *in toto* ; canal éjaculateur spacieux. Oviducte commun court débouchant à la jonction des atriums. On observe parfois une communication génito-intestinale au niveau du canal de la bourse.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *kenki* de Beauchamp, 1937
(figure 9, 3)

Loc. : Yougoslavie.

Herzégovine ; Bileca, source vauclusienne de la Trebinjisca et source secondaire (avec *D. nausicae*).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Petite taille = 12 mm maximum. Tête étroite et bourrelet adhésif en croissant, à glandes rouges très développées et faible musculature ventrale.

Caecums digestifs : 15 supérieurs et 25 inférieurs.

Testicules plutôt ventraux, situés nettement plus bas que les ovaires, ne dépassent pas la bourse copulatrice.

Pénis allongé et compact ; vésicule séminale peu dilatée où aboutit un canal déférent unique provenant de la réunion, hors du bulbe, des deux canaux pairs ; papille pénienne musculeuse. Les deux atriums sont séparés par un diaphragme. Organe musculo-glandulaire situé à droite, sa pointe faisant saillie hors du pore génital. Canal de la bourse contournant presque transversalement l'atrium et plus large à ce niveau.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *abditum* Kenk, 1940

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie ; Ljubljana, Domzale, puits.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 20 à 30 × 4 à 5 mm. Présence d'un organe adhésif.

Testicules dorsaux, s'étendant jusqu'en arrière de l'appareil copulateur.

Bulbe pénien court, renfermant la vésicule séminale ; papille entourée d'une musculature circulaire et présentant des fibres longitudinales et radiales dans le parenchyme. Canal de la bourse à musculature développée. Oviducte gauche passant entre l'atrium mâle et le canal de la bourse ; nombreuses glandes coquillières. Organe musculo-glandulaire légèrement plus petit que le pénis et situé à sa droite.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *mrazeki* (Vejdovsky, 1895)

Syn. : *Planaria mrazeki* Vejdovsky, 1895 ; *Dendrocoelum mrazeki* Bohmig (1909) ; Meixner (1915) ; Komarek (1926) ; *D.* (*Dendrocoelum*) *mrazeki* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelides*) *mrazeki* de Beauchamp (1932).

Loc. : Tchécoslovaquie.

Prague, monts Brdy, dans des sources froides, souvent temporaires.

Loc. : Autriche.

Lac inférieur de Lunz.

Loc. : Allemagne.

Sud-Ouest de Dresde ; eaux souterraines de l'Elbe (Wegelin, 1966, p. 26).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 15 à 24 × 2 mm. Organe adhésif peu différencié, quelques glandes uniquement.

Testicules dorso-ventraux, sur toute la longueur du corps.

Long pénis à papille invaginable ; canaux déférents débouchant côte à côte au milieu de la vésicule séminale qui se continue par un canal éjaculateur à vaste lumière. L'atrium mâle communique par un orifice étroit avec l'atrium commun qu'emplit l'organe musculo-glandulaire. Bourse copulatrice de petite taille, éloignée du pénis.

Source : MNHN, Paris

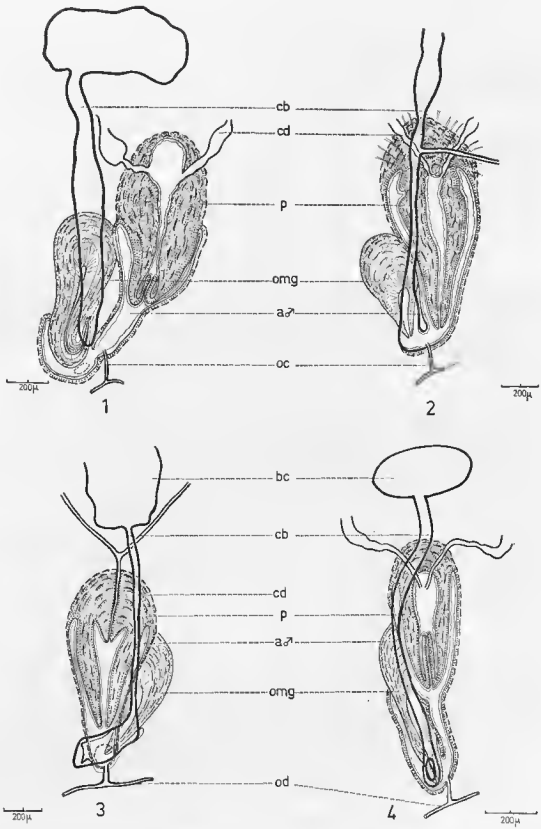


FIG. 9. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Dendrocoelides* : 1. — *D. lescherae* ; 2. — *D. coiffaiti* ; 3. — *D. kenki* ; 4. — *D. mrazeki pannonicum* (schémas 2, 3 et 4 redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp).

Source : MNHN, Paris

De Beauchamp (1932, p. 150) a ramené à une variété de la précédente l'espèce décrite en tant que *Dendrocoelides pannonicus* Méhely (1927).

Dendrocoelum mrazeki pannonicum de Beauchamp, 1932
(figure 9, 4)

Loc. : Hongrie.

Baranya, Pecs, massif Mecsek hegyseg, grottes Kölyak.

Les quelques légères différences enregistrées tiennent à la position de l'organe musculo-glandulaire hors du plan médian, à la petite taille des testicules et à l'extrême développement des vitellogènes.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *collini* (de Beauchamp, 1919)
(figure 10, 1)

Syn. : *Dendrocoelides collini* de Beauchamp, 1919, 1920 ; *Dendrocoelum collini* Komarek (1926) ; *D.* (*Dendrocoeluni*) *collini* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelides*) *collini* Beauchamp (1932).

Loc. : *Dendrocoelum collini* est relativement abondant dans l'Est de la France où de nombreuses stations ont été signalées, ainsi qu'en Belgique. Hofmann (1963 *b*) ne paraît cependant pas l'avoir récolté dans le Grand Duché de Luxembourg.

Loc. : France.

Département de Côte-d'Or ; animaux répandus dans le massif calcaire de la Côte-d'Or : puits et sources à Cestres, Saint-Seine l'Abbaye, Blaisy-Haut, puits à Sainte-Sabine, sources à Lamargelle.

Département de la Meuse ; dans l'Ornain, à Bar-le-Duc.

Département de la Marne ; sources de la Moivre à Malassise, de l'Auve ; sources à Somme-Py, Coole, Somme-Sous, source de la Soude à Soudé Sainte-Croix.

Département de la Haute-Marne ; près de Langres (de Beauchamp, 1936 *a*).

Département de la Moselle ; galerie de mine de fer : Moyeuvre-la-grande (Marvillet, 1967).

Loc. : Belgique.

Liège ; puits à Hermalle-sous-Argenteau, eau du gravier de la Meuse (de Beauchamp, 1936 ; Leruth, 1938).

Loc. : Italie.

Udine ; grotte de Villanova (del Papa, 1959).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 15 à 20 × 5 mm. Organe adhésif en ventouse apicale.

Nombreux caecums digestifs = 15 à 20 supérieurs et 25 à 30 inférieurs, plus quelques-uns de part et d'autre d'un tronc commun inférieur.

Testicules dorsaux et ventraux.

Pénis tubuleux ; couche circulaire périphérique épaisse au niveau des culs-de-sac de l'atrium mâle ; vésicule séminale spacieuse à nombreuses anfractuosités et dans le fond de laquelle débouchent les canaux déférents. Musculature circulaire puissante caractéristique de la base du canal de la bourse. Organe musculo-glandulaire globuleux à large cavité intérieure.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *italicum* Vialli, 1937

Loc. : Italie.

Brescia ; grotte Buco del Budrio.

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 16 à 18 × 2 mm. Organe adhésif peu différencié.

Caecums digestifs = 10 à 13 antérieurs, une vingtaine postérieurs ; 3 à 5 sur le tronc commun.

Le grand éloignement des stations de récolte paraît à Vialli un fait suffisamment important pour confirmer la validité de son espèce, très proche de *D. collini*. Toutefois *D. collini* a été signalée près d'Udine.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *warnimonti* Hoffmann [1], 1963
(figure 10, 2)

Loc. : Grand-Duché de Luxembourg.

Esch-sur-Alzette ; mine Arbed Esch, couche 11.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 13 à 20 × 2 à 3 mm. Fossette adhésive présente.

Testicules nombreux, sur toute la longueur du tronc.

Pénis allongé à bulbe musculeux et papille trois à quatre fois plus longue que le bulbe, entourée d'une épaisse musculature circulaire ; vésicule séminale étroite. Organe musculo-glandulaire nettement ventral, situé à gauche du pénis.

Nombre des chromosomes compris entre 50 et 60.

Dendrocoelum (*subgen. ?*) *cavaticum* (Fries, 1879)

Syn. : *Planaria cavatica* Fries, 1879 ; Vejdovsky (1883-1895) ; *Dendrocoelum cavaticum* Enslin (1906) ; *Dendrocoelides cavatica* de Beauchamp (1920) ; *D.* (*Paradendrocoelum*) *cavaticum* Kenk (9130) ; de Beauchamp (1932).

Loc. : Allemagne.

Wurtemberg ; Jura Souabe, Elzach, grotte de Falkenstein ; Sophienhöhle et sources de l'Alb ; très nombreuses stations signalées par Spandl (1926).

En amont de Bâle, Dinkelberg, Haslerhöhle, rive droite du Rhin (Steinmann, 1911 ; Bornhauser, 1913).

Loc. : Pologne.

Tatra et Rabotin, près de Zakopane.

Loc. : Tchécoslovaquie.

Puits et sources des environs de Prague.

La position sous-générique de cette espèce demande à être révisée du fait de la suppression du sous-genre *Paradendrocoelum*. N'ayant pu l'étudier, je la place provisoirement dans le vaste groupe des *Dendrocoelides*. Il en est de même pour les deux espèces suivantes :

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *spelaeum* (Kenk, 1924)

Syn. : *Dendrocoelides spelea* Kenk, 1924, 1925 ; *Dendrocoelum* (*Paradendrocoelum*) *spelaeum* Kenk (1930) ; de Beauchamp (1932).

1. Je tiens tout particulièrement à remercier Monsieur Jules Hoffmann, Maître assistant, Zoologie, Université de Strasbourg, pour m'avoir très aimablement communiqué les coupes sériées de cette espèce.

Source : MNHN, Paris

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie ; grotte de Podpec.

Une sous-espèce *D. spelaeum causasicum* Porfirjeva, 1958, a été signalée dans la faune caucasienne.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille : 13 × 2,5 mm. Organe adhésif faiblement différencié.

Pénis très long, vésicule séminale vaste, supérieure aux canaux déférents ; épaisse couche de muscles circulaires entourant la papille pénienne. Organe musculo-glandulaire court, à vaste cavité glandulaire.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *hankoi* (Gelei, 1927)

Syn. : *Dendrocoelides hankoi* Gelei, 1927 ; *Dendrocoelum* (*Paradendrocoelum*) *hankoi* Kenk (1930) ; de Beauchamp (1932).

Loc. : Hongrie.

Kövagoors ; nord du lac Balaton, puits et sources.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 7 à 14 mm. Organe adhésif céphalique à faisceau de glandes et nœud musculaire.

Pénis de grande taille à lumière spacieuse ; papille à musculature circulaire externe épaisse. Organe musculo-glandulaire court et globuleux.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *carpathicum* Komarek, 1926
(figure 10, 3)

Syn. : *Dendrocoelum carpathicum* Komarek, 1926 ; Polinski (1926) ; *D.* (*Paradendrocoelum*) *carpathicum* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelides*) *carpathicum* de Beauchamp (1932).

Loc. : Tchécoslovaquie.

Sources des deux Tissa et des ruisseaux proches. N'est pas rare dans cette partie des Carpathes orientales dans les sources des deux versants dont il semble être un endémique (Komarek, 1926).

Loc. : Pologne.

Sources du massif Gargany : bassin supérieur du Prut (Polinski, 1926).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Très grande taille = 13 à 35 × 4 à 5 mm. Organe adhésif de type classique.

Petit pharynx. Caecums = 13 à 15 supérieurs, 16 à 17 inférieurs, plus 7 à 8 sur le tronc commun.

Testicules dorsaux et ventraux, sur toute la longueur du corps.

Pénis de forme massive ; développement de la vésicule séminale globuleuse avec concentration des glandes au col de cette même vésicule. Musculature importante du long atrium mâle. Dilatation du canal de la bourse ; passage d'un oviducte devant le canal.

Source : MNHN, Paris

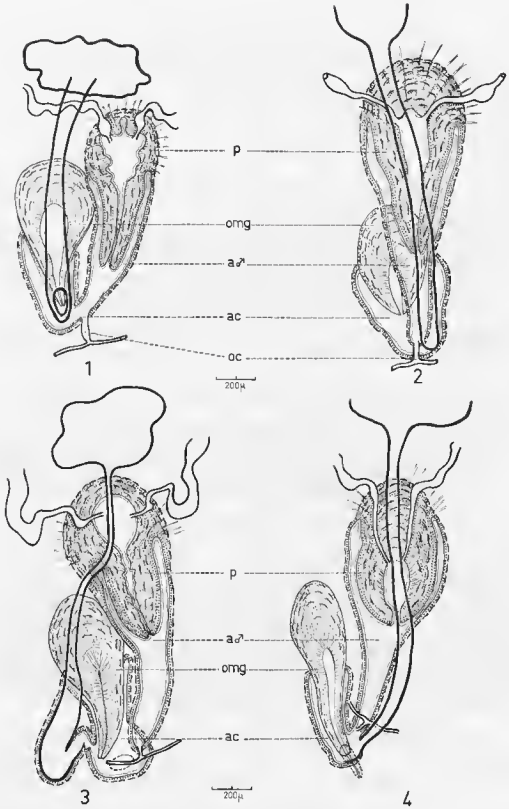


Fig. 10. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Dendrocoelides* : 1. — *D. collini* ; 2. — *D. warnimonti* ; 3. — *D. carpathicum* ; 4. — *D. banaticum* (schémas 1 et 3 redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp ; 2 d'après celles d'Hoffman).

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *banaticum* Codreanu et Balcesco, 1967
(figure 10, 4)

Syn. : *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *codreanui* Gourbault, 1967.

Loc. : Roumanie.

Banat ; Oravita, Braduletul de Jos, *résurgence Stirmine.

Diagnose.

Dépigmenté, anophthalme. Taille = 9,5 × 4 mm. Organe adhésif à structure musculo-glandulaire complexe.

Testicules très nombreux, dorsaux, s'étendant jusqu'à l'arrière du corps.

Pénis cylindrique à deux parties nettement distinctes : bulbe court à fibres lâches, papille coupacte à couche circulaire périphérique. Organe musculo-glandulaire très allongé. Oviducte commun très court, embrassé par le canal de la bourse.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *clujanum* Codreanu, 1943

Loc. : Roumanie.

Transylvanie ; Cluj, puits dans la ville même.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 17 à 24 × 2 à 4 mm. Organe adhésif différencié.

Testicules dorsaux, très nombreux.

Bulbe pénien creusé par une vésicule séminale recevant dans sa partie inférieure les canaux déférents ; papille à musculature circulaire externe très épaisse à sa base et dans sa moitié proximale. Très large communication entre l'atrium mâle et l'atrium commun. Organe musculo-glandulaire particulièrement développé.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *atriostrictum* Codreanu et Balcesco, 1967
(figure 11, 1)

Loc. : Roumanie.

Banat ; Resita, Carasova, *source du ruisseau Sereniak.

J'ai récolté une dizaine d'individus de cette espèce. Leur étude m'a amenée à penser qu'il devait s'agir de *D. clujanum*, opinion partagée par de Beauchamp. Codreanu, qui a donné de *D. clujanum* une excellente diagnose et sommairement défini *D. atriostrictum*, indique pour les différencier (1968, p. 146) le fait que les testicules se détachent, avec une netteté exceptionnelle, sur le parenchyme des premiers. J'ai été frappée, justement, par l'existence de ce même phénomène chez les Dendrocoeles de Sereniak. N'ayant pu me procurer le type de l'espèce et étudier la papille pénienne je ne peux conclure et conserve donc, sous toutes réserves, *D. atriostrictum* comme espèce valide.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *debeauchampianum* Codreanu et Balcesco, 1967

Loc. : Roumanie.

Banat ; Orsova, *source Ogasul Ulmului, source temporaire (à sec lors de ma visite le 22.09.1966).

Diagnose.

Se rapproche de l'espèce précédente au point que Codreanu (1967 *a*, p. 287) signale : « nous avons dû recourir aux différences existant entre leurs organes adhésifs pour les séparer

Source : MNHN, Paris

définitivement ». Il est regrettable que de Beauchamp qui possédait, dès 1957, ce matériel n'ait pu en publier la diagnose.

Taille : 15 à 17 × 4 mm. Pas d'organe adhésif.

Caecums digestifs : 12 à 20 supérieurs et 30 à 40 inférieurs très rapprochés les uns des autres.

Papille pénienne massive.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *tismanae* Codreanu et Balcesco, 1967

Loc. : Roumanie.

Olténie ; Gorj, Vulcan, Tismana, *grotte de la Mînastirea Tismana (Biospeologica : LXXII, p. 83).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 18 à 20 × 2 à 3 mm. Organe adhésif peu différencié.

Testicules dorsaux et ventraux, plus rares dans la région postérieure.

Pénis cylindrique à fibres dorso-ventrales et circulaires déterminant une constriction au niveau médian de la papille, imprégnée d'une dense sécrétion basophile. Oviductes embrassant le canal de la bourse. Organe musculo-glandulaire puissant, piriforme, très long.

J'ai récolté par piégeage le 11.10.1966 un nombre élevé d'individus. A l'examen microscopique, la différenciation sexuelle s'est montrée insuffisante pour une détermination précise.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *polymorphum* Codreanu et Balcesco, 1967
(figure 11, 2)

Syn. : *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *orghidani* Gourbault, 1967.

Loc. : Roumanie.

Ces Planaires se rencontrent en de nombreux points de la province de Dobroudja : en Dobroudja centrale, *puits à Gura Dobrogei et plus au Sud, dans des villages du littoral : *puits à Agigea et à Doi Mai.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 9 à 12 × 1 à 2 mm. Il ne m'a pas été donné de noter de différences significatives entre la taille des animaux provenant de l'un ou l'autre puits, mes récoltes personnelles ayant fourni des Dendrocoeles de taille semblable et d'aspect extérieur classique pour le genre ; d'où l'inutilité de la notion de néoténie introduite par Codreanu. Organe adhésif nettement différencié.

Caecums = 12 à 17 supérieurs ; 17 à 20 postérieurs.

Testicules dorsaux, sur toute la longueur du corps.

Pénis caractérisé par sa musculature radiaire puissante, avec épaississement en forme de manchon. Long atrium mâle.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *orghidani* Codreanu et Balcesco, 1967

Loc. : Roumanie.

Banat, Lipova, *grotte lui Dutu.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 5 à 6,8 × 3 mm. Puissant organe adhésif.

Pénis massif à bulbe court et longue papille fusiforme à musculature circulaire externe développée.

Source : MNHN, Paris

Parmi les individus que j'ai récoltés le 29.10.1966, aucun ne présentait un développement sexuel suffisant pour permettre une étude taxonomique.

Dendrocoelum (subgen. ?) *alexandrinae* Codreanu et Balcesco, 1970

Loc. : Roumanie.

Transylvanie ; Vama Buzaului, résurgence Urlatoarea.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 18 à 20 mm.

Passage de l'oviducte gauche entre le canal de la bourse et l'atrium mâle.

Aucun dessin n'illustre la brève énumération des caractères morphologiques.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *stenophallus* Codreanu et Balcesco, 1967
(figure 11, 3)

Syn. : *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *dumitrescuae* Gourbault, 1967.

Loc. : Roumanie.

Olténie ; monts Vulcanului, Runcu, *grotte du Tihomir (Orghidan et al., 1965, p. 87 n° 306) ; monts Mehedinti, *grotte nr. 2 din Sohodoalele Mici (P. lui Arion Arjoc) (Orghidan et al., 1965, p. 88 n° 374).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 9 à 27 × 1 à 3 mm. Lobe frontal droit, deux lobes latéraux arrondis. Organe adhésif présent, subterminal.

Testicules nombreux surtout dans la région prépharyngienne.

Pénis à bulbe réduit et très longue papille dépourvue de vésicule séminale ; canaux déférents débouchant très bas dans un large canal éjaculateur. Oviducte embrassé par le canal de la bourse. Communication étroite entre les deux atriums, peu musculeux.

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *chappuisi* de Beauchamp, 1932
(figure 11, 4)

Loc. : Roumanie.

Dobrudja ; Tulcea, puits à Babadag.

Diagnose (d'après un seul exemplaire).

Dépigmenté et anophthalme. D'après l'étude des coupes sériées la taille doit être supérieure à celle indiquée qui est de 4,5 × 1 mm. Organe adhésif peu différencié.

Caecums digestifs très nombreux.

Testicules nombreux, plutôt dorsaux.

Grand pénis conique, remplissant l'atrium mâle ; canaux déférents étroits ; pas de véritable vésicule séminale ; nombreuses glandes débouchant le long du canal éjaculateur ; fibres radiaires très caractéristiques à la périphérie de la papille pénienne. Organe musculo-glandulaire à cavité spacieuse. Canal de la bourse dilaté à sa base, à paroi anfractueuse, entouré de couches musculaires multiples et alternantes ; il est embrassé par l'oviducte gauche.

Source : MNHN, Paris

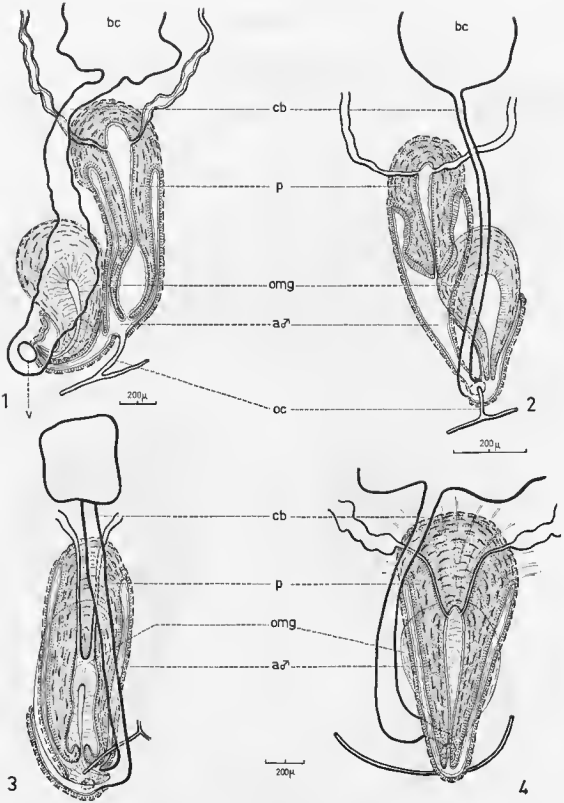


Fig. 11. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés, du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Dendrocoelides* : 1. — *D. atriostrictum* ; 2. — *D. polymorphum* ; 3. — *D. stenophallus* ; 4. — *D. chappuisi* (schémas 3 et 4 redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp).

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (Dendrocoelides) racovitzai de Beauchamp, 1949
(figure 12, 1)

Loc. : Roumanie.

Oltènie ; Mehedinti ; Closani, *grotte P. Lazului (Biospeologica : LXXII, p. 98 ; Orghidan et al., 1965, p. 88 nº 366).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 11 à 15 × 3,5 mm. Pas d'organe adhésif.

Caecums = 20 à 25 supérieurs, 25 à 28 inférieurs.

Testicules surtout dorsaux, sur toute la longueur du corps.

Bulbe pénien et papille de dimensions semblables ; d'un parenchyme lâche débordent au niveau du bulbe, quelques fibres musculaires périphériques longitudinales, pénétrant dans la papille ; vésicule séminale et cavité spacieuse irrégulières ; développement des glandes du pénis. Atrium mâle musculeux. Oviducte commun assez long, renflé à son extrémité formé par la réunion des oviductes pairs, embrassés par le canal de la bourse. Ce canal est dilaté irrégulièrement à partir de sa partie médiane inférieure et sa musculature s'épaissit ; hypertrophie de la bourse copulatrice. L'organe musculo-glandulaire présente un parenchyme glandulaire très développé entourant le bulbe. Large communication entre les deux atriums.

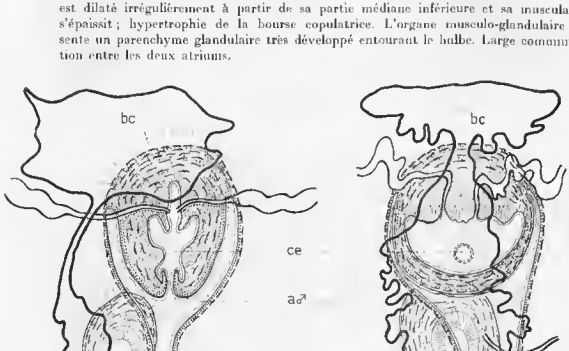


Fig. 12. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés, du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Dendrocoelides* : 1. — *D. racovitzai* ; 2. — *D. sphaerophallus* (redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp), *ce*, canal éjaculateur.

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (*Dendrocoelides*) *sphaerophallus* (de Beauchamps, 1929)
(figure 12, 2)

Syn. : *Dendrocoelides sphaerophallus* de Beauchamp, 1929 ; *Dendrocoelum* (*subg. ?*) *sphaerophallus* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelides*) *sphaerophallus* de Beauchamp (1932).

Loc. : Roumanie.

Hunedoara ; Pui, grotte de la Parospestere (Biospeologica : LIV, p. 509).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 10 à 12 × 3 à 4 mm. Organe adhésif réduit, à dépression ventrale.

Caecums digestifs = 12 à 15 supérieurs, une vingtaine inférieurs, 3 à 5 sur le tronc commun.

Testicules petits et globuleux, dans tout le parenchyme, surtout dorsaux.

Pénis globuleux ellipsoïdal dont l'orifice est un court canal ventral, à sphincter circulaire. Canal de la bourse caractéristique, très large et lobé.

La distribution en Europe des vingt-huit espèces décrites du sous-genre *Dendrocoelides* apparaît sur la figure 13.

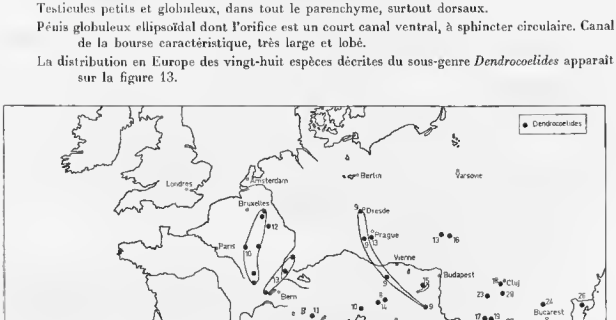


FIG. 13. — Distribution, en Europe, du sous-genre *Dendrocoelides* : 1. — *D. regnardi* ; 2. — *D. luzetae* ; 3. — *D. vaillanti* ; 4. — *D. barbei* ; 5. — *D. lescherae* ; 6. — *D. coiffaiti* ; 7. — *D. kenki* ; 8. — *D. abditum* ; 9. — *D. mrazeki* ; 10. — *D. collini* ; 11. — *D. italicum* ; 12. — *D. warnimonti* ; 13. — *D. cavaticum* ; 14. — *D. spelaeum* ; 15. — *D. hankoi* ; 16. — *D. carpathicum* ; 17. — *D. banaticum* ; 18. — *D. clujanum* ; 19. — *D. atriostrictum* ; 20. — *D. debauchamplanum* ; 21. — *D. lismanae* ; 22. — *D. polymorphum* ; 23. — *D. orghidani* ; 24. — *D. alexandrinae* ; 25. — *D. stenophallus* ; 26. — *D. chappuisi* ; 27. — *D. racovitzai* ; 28. — *D. sphaerophallus*.

Source : MNHN, Paris

2. Sous-genre Apodendrocoelum de Beauchamp, 1932

Il semble dériver de *Dendrocoelides* par raccourcissement du pénis qui, dans le type, *Dendrocoelum lipophallus* de Beauchamp, va jusqu'à l'effacement complet.

Les glandes du pénis se concentrent au-dessous de la vésicule séminale ; celle-ci vers le haut, peut faire saillie hors du bulbe.

Ce sous-genre n'est représenté que par trois espèces européennes et hypogées (la position d'une quatrième est incertaine) ; leurs affinités sont très nettes. Dépigmentées et anophthalmes, elles possèdent un très grand organe musculo-glandulaire, un long oviducte commun vertical et une importante musculature atriale.

Dendrocoelum (*Apodendrocoelum*) *brachyphallus* (de Beauchamp, 1929)
(figure 14, 1)

Syn. : *Dendrocoelides brachyphallus* de Beauchamp, 1929 ; *Dendrocoelum brachyphallus* Kenk (1930) ; *D.* (*Apodendrocoelum*) *brachyphallus* de Beauchamp (1932).

Loc. : Roumanie.

Bihar ; Vaseau, Baita, grotte Portile Biharului (Biospeologica : LIV, p. 490) et grotte de la Varnita (Biospeologica : LIV, p. 488).

Turda ; Baia de Aries, source de la groapa Herculi (Leruth, 1939 *a* ; de Beauchamp, 1940).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Aspect extérieur caractéristique pouvant rappeler les Planariidae. Taille = 11 × 4 mm ; corps épais (1 mm).

Organe adhésif très développé.

Caecums = 15 supérieurs et 25 inférieurs.

Testicules petits, dorso-ventraux.

Bulbe pénien spacieux, peu musclé renfermant une vésicule séminale montrant un rétrécissement médian ; les canaux déférents débouchent dans sa partie supérieure ; le canal éjaculateur reçoit de nombreuses glandes roses ; la papille est réduite à un simple coussinet arrondi. Atrium mâle à musculature épaisse où fibres longitudinales et circulaires alternent. L'extrémité du canal de la bourse continue directement la gaine de l'organe musculo-glandulaire.

Dendrocoelum (*Apodendrocoelum*) *puteale* Kenk, 1930

Syn. : *Polycladodes subterranea* Hartmann, 1921 ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *puteale* Kenk (1930) ; *D.* (*Apodendrocoelum*) *puteale* de Beauchamp (1932).

Non syn. : *Dendrocoelum* (*Eudendrocoelum*) *subterraneum* Komarek, 1919.

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie ; Steiermark, puits à Maribor.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 12 à 15 mm. Pas d'organe adhésif nettement différencié.

Caecums digestifs = 12 à 15 supérieurs et 16 inférieurs.

Testicules petits, plutôt dorsaux, sur toute la longueur du corps.

Source : MNHN, Paris

Bulbe pénien globuleux, musculeux et court, coiffé par la vésicule séminale complètement extérieure qui reçoit un canal déférent unique, provenant de la réunion des deux canaux pairs au niveau de la bourse copulatrice ; papille pénienne à peine distincte et glandes très développées sortant du bulbe. Long atrium mâle s'ouvrant dans l'atrium commun par une longue boutonnière verticale.

Dendrocoelum (*Apodendrocoelum*) *lipophallus* (de Beauchamp, 1929)
(figure 14, 2)

Syn. : *Dendrocoelides lipophallus* de Beauchamp, 1929 ; *Dendrocoelum* (*subgen.* ?) *lipophallus* Kenk (1930) ; *D.* (*Apodendrocoelum*) *lipophallus* de Beauchamp (1932).

Loc. : Roumanie.

Turda ; Jara, Izvoarebe, source-abreuvoir Isvorul de la Valau (Biospeologica : LIV, p. 567).

Une sous-espèce *D. lipophallus superficialis* Porfirjeva, 1958, a été signalée dans la faune caucasienne.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 15 à 17 × 5 à 6 mm. Fossette adhésive à glandes et muscles très développés.

Caecums digestifs = 15 à 20 supérieurs et 10 à 22 inférieurs dont une partie située sur le tronc de fusion impair, constant.

Testicules petits et peu nombreux, ventraux.

Effacement complet du pénis. Grande vésicule séminale aplatie recevant latéralement les canaux déférents pairs décrivant une anse très accentuée. Le conduit mâle s'étend de la vésicule à l'orifice génital sans aucune subdivision, entouré d'un manchon glandulaire et musculaire plus épais dans sa partie supérieure. Très grand organe musculo-glandulaire.

Dendrocoelum (*subgen.* ?) *boettgeri* An der Lan, 1955

Loc. : Allemagne.

Nappe alluviale des rivières Weser et Leine (Husmann, 1956, p. 35).

Diagnose insuffisante.

3. Sous-genre Bolbodendrocoelum de Beauchamp, 1932

Dans ce cas le pénis présente un énorme développement du bulbe aux dépens de la papille : la musculature y est très importante et la lumière faible.

Sous-genre monospécifique. Seul exemple où l'hypertrophie de l'organe mâle se répercute au niveau du bulbe ; chez la plupart des espèces, c'est toujours la papille qui montre un plus grand développement.

Dendrocoelum (*Bolbodendrocoelum*) *agile* de Beauchamp, 1932
(figure 14, 3)

Loc. : France.

Département du Bas-Rhin ; Strasbourg, Illkirch, Graffenstaden, pompe et puits dans la localité.

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 6 à 10 × 2,5 mm. Animal doué d'une grande vivacité. Organe adhésif en bourrelet semi-circulaire, large, peu différencié. Lobes auriculaires anguleux, pointant vers le haut.

Caecums = 10 à 12 supérieurs ; 16 à 18 inférieurs.

Testicules assez gros et peu nombreux, dorsaux et ventraux.

Pénis à bulbe très volumineux, ovoïde et musculeux, où pénètrent les canaux déférents qui débouchent dans le canal éjaculateur, au niveau de sa moitié inférieure. Papille pointue à musculature analogue à celle du bulbe ; atrium commun étalé transversalement ; il communique avec le canal de la bourse au travers d'un renflement musculaire nettement individualisé formé de fibres circulaires. Organe musculo-glandulaire situé à droite, du côté opposé au canal de la bourse.

4. Sous-genre Polycladodes (Steinmann, 1910)

Un caractère essentiel réside dans la présence d'une deuxième couche musculaire longitudinale, en dedans de la couche circulaire, au niveau de la zone externe du pharynx.

Or, les variations au niveau de la musculature du pharynx revêtent une très grande importance dans ce groupe, puisque la disposition des couches musculaires de la zone interne est utilisée pour définir les deux familles de Triclades Paludicoles. Ce caractère, mis en évidence par de Beauchamp, suffit à justifier le maintien de ce sous-genre chez lequel, par ailleurs, la différenciation de l'appareil copulateur n'est pas sans rappeler certains *Dendrocoelides*.

La vésicule séminale est supérieure à l'abouchement des canaux déférents et aussi longue que le canal éjaculateur. L'organe musculo-glandulaire est presque entièrement libre dans l'atrium commun.

L'espèce type *Dendrocoelum album* (Steinmann) est plurioculée. Ce sous-genre est représenté par quatre espèces :

Dendrocoelum (*Polycladodes*) *album* (Steinmann, 1910)
(figure 14, 4)

Syn. : *Polycladodes alba* Steinmann, 1910 ; Steinmann et Bresslau (1913) ; de Beauchamp (1920, 1926) ; Kenk (1926) ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *album* Kenk 1935 ; ? *Sorocelopsis decemoculata* Komarek, 1919 ; *D.* (*Polycladodes*) *album* de Beauchamp (1932).

Loc. : France.

Département du Bas-Rhin ; dans l'Ill, Illbecken, au nord de Strasbourg (de Beauchamp, 1924).

Département du Haut-Rhin ; sources à Hnningue, Neuweg, Blotzheim et Saint-Louis.

Loc. : Italie.

Embouchure du Tagliamento (Komarek, 1927).

Loc. : Yougoslavie.

Espèce fréquente en Slovénie (Kenk, 1936 *b*) ; grotte de Planina (Bertarelli et Bnegan, 1926, p. 349 ; leg. et coll. J. P. Durand).

Loc. : Tchécoslovaquie.

Sud de la Moravie (Spandl, 1926).

Loc. : Hongrie.

Nord du Lac Balaton, sources près de Vaszoly (Gelei, 1931).

Source : MNHN, Paris

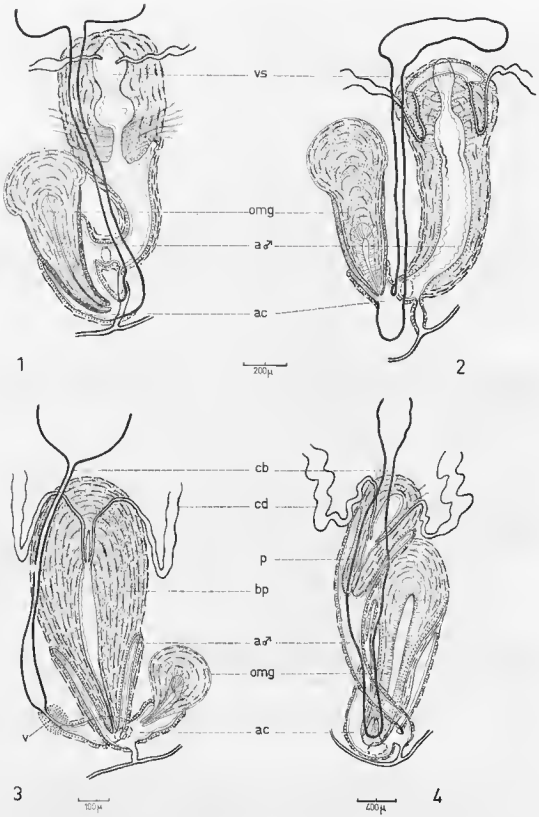


FIG. 14. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés, du genre *Dendrocoelum* : 1. — *D.* (*Apodendrocoelum*) *brachyphallus* ; 2. — *D.* (*A.*) *lipophallus* ; 3. — *D.* (*Bolbodendrocoelum*) *agile* ; 4. — *D.* (*Polycladodes*) *album* [redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp] ; *bp*, bulbe pénien.

Source : MNHN, Paris

Loc. : Suisse.

Canton de Bâle (Steinmann, 1910).

Loc. : Roumanie.

Dans plusieurs sources de Dobrondja (Codreanu et Balcesco, 1970).

Diagnose.

Dépigmenté ; *yeux* nombreux (15 à 20 de chaque côté, quelquefois 30 ; 4 à 5 seulement chez les jeunes). Taille = 13 à 15 mm ; corps de faible épaisseur (0,5 mm). Organe adhésif céphalique caractéristique, à apparence de ventouse.

Caecums digestifs = 9 à 15 supérieurs et 20 à 30 inférieurs.

Testicules essentiellement ventraux.

Bulbe pénien traversé par les canaux déférents qui aboutissent à la base de la vésicule séminale étroite et y délimitent un court appendice ; papille à musculature périphérique longitudinale et circulaire peu développée. Atrium mâle long et mince, débouchant dans l'atrium commun par une fente sans sphincter.

Nombre chromosomique 2 n = 28 (Dahm, 1961, p. 5).

Dendrocoelum (*Polycladodes*) *caecum* (Komarek, 1926)

Syn. : *Dendrocoelides caeca* Komarek, 1926 ; *Dendrocoelum* (subgen. ?) *caecum* Kenk (1930) ; *D.* (*Polycladodes*) *caecum* de Beauchamp (1932).

Loc. : Tchécoslovaquie.

Prague ; Libřice, en un point du ruisseau de Zahorany (avec *D. mrazeki*).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 20 × 2 mm. Organe adhésif en forme de pseudoventouse.

Caecums digestifs = 10 supérieurs et 20 inférieurs (dont 8 sur le tronc commun impair).

Testicules en deux couches, ventrale et dorsale.

Pénis traversé par les canaux déférents ; le bulbe comprend un tiers de la longueur totale, le second tiers est également musculeux ; le dernier renferme le canal éjaculateur dilaté. Organe musculo-glandulaire libre dans un vaste atrium commun ; canal de la bourse et bourse, tous deux étroits.

Dendrocoelum (*Polycladodes*) *voinovi* (Codreanu, 1929)

Syn. : *Polycladodes voinovi* Codreanu, 1929 ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *voinovi* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelides ?*) *voinovi* de Beauchamp (1932).

Loc. : Roumanie.

Prahova ; Sinaia, torrent Tufa (*loc. typ.*) sources et tributaires de la rivière Prahova (Codreanu et Balcesco, 1970).

Diagnose.

Seulement en 1967, Codreanu signale la présence de fibres longitudinales supplémentaires dans la musculature externe du pharynx de cette Planaire ; ceci permet de classer définitivement cette espèce dans le sous-genre *Polycladodes* dont l'appareil copulateur est proche du précédent.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 20 à 25 × 3 à 4 mm. Organe adhésif bien développé, à fort plexus musculaire.

Source : MNHN, Paris

Caecums digestifs = 12 supérieurs, 15 à 22 inférieurs, 5 à 8 sur le tronc commun impair.

Testicules globuleux s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure.

Pénis à papille tronconique longue, massive, et bulbe réduit. Atrium mâle ouvrant par une papille proéminente dans l'atrium commun.

Dendrocoelum (*Polycladodes*) *affine* Codreanu et Balcesco, 1970

Loc. : Roumanie.

Versant sud des Monts de Fagarasi ; bassin de l'Arges et Valea cu Pesti.

Diagnose.

A ma connaissance aucun schéma ne complète une brève énumération de caractères. Taille de 12 à 14 mm.

Longue papille pénienne à large cavité centrale et canal de la bourse étroit terminé par un puissant sphincter.

5. Sous-genre Neodendrocoelum (Komarek, 1926)

Les espèces de ce sous-genre sont très proches des *Dendrocoelides* ; elles forment un groupe homogène d'espèces toutes oculées, limitées à la région dinarique, localisées dans le lac d'Ohrid et ses alentours, à la frontière de la Yougoslavie et de l'Albanie. Elles sont caractérisées par le grand développement du pénis et de l'organe musculo-glandulaire et possèdent toutes en commun deux caractères particuliers :

— trompe des oviductes à cellules piriformes nombreuses,

— présence de glandes autour du pore génital.

Les *Neodendrocoelum* comptent treize espèces dont quatre seulement sont dépigmentées ; chez les neuf autres la pigmentation forme sur la face dorsale un dessin caractéristique de chaque espèce. Les différences anatomiques sont dans l'ensemble faibles entre ces espèces qui sont des endémiques stricts, d'où leur grand intérêt.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *adenodactylosum* (Stankovic et Komarek, 1927)
(figure 15, 1)

Syn. : *Neodendrocoelum adenodactylosum* Stankovic et Komarek, 1927 ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *adenodactylosum* Kenk (1930) ; *D.* (*Neodendrocoelum*) *adenodactylosum* de Beauchamp (1932, 1937 *b*).

Loc. : Yougoslavie.

Lac d'Ohrid ; dans les sources des environs et dans le lac lui-même (source Sum, source de Sveti Naum...).

Lac de Prespa.

Diagnose.

Mise en synonymie avec *D. nausicae s. lato* par Stankovic, en 1932, cette espèce conserve cependant sa validité, reconnue à nouveau par cet auteur (1969, p. 427).

Dépigmenté ; deux lobes auriculaires arrondis et deux *yeux* assez écartés. Taille = 10 à 13 × 4 mm. Petit organe adhésif.

Testicules petits et ventraux.

Source : MNHN, Paris

Pénis à bulbe déprimé, peu musculeux, et papille conique très effilée. Grand développement de l'organe musculo-glandulaire, saillant par le pore génital, mais présentant une certaine variabilité (de Beauchamp, 1937 *b*, p. 356). Quelques glandes, peu développées, autour de l'orifice génital.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *plesiophthalmum* de Beauchamp, 1937
(figure 15, 2)

Syn. : *Neodendrocoelum plesiophtalmum* Stankovic (1969).

Loc. : Yougoslavie.

Herzégovine ; Rijeka du Cernicko Polje, source karstique (+ *P. albissima*).

Diagnose.

Dépigmenté ; deux grands *yeux* rapprochés. Taille = 8 à 13 × 4 mm. Tête étroite. Organe adhésif : une traînée de glandes rouges et un petit plexus musculaire ventral.

Testicules surtout ventraux.

Pénis long, conique, la musculature périphérique circulaire s'atténue vers la pointe. Canaux déférents perdus dans un parenchyme central spongieux ; canal éjaculateur net à l'extrémité de la papille pénienne. Oviductes à grandes trompes et cellules accessoires. Large communication entre les atriums.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *maculatum* (Stankovic et Komarek, 1927)
(figure 15, 3)

Syn. : *Neodendrocoelum maculatum* Stankovic et Komarek, 1927 ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *maculatum* Kenk (1930) ; *D.* (*Neodendrocoelum*) *maculatum* de Beauchamp (1932, 1937 *b*) ; *Neodendrocoelum maculatum* Stankovic (1969).

Loc. : Yougoslavie.

Sources karstiques des environs du lac d'Ohrid et zone littorale supérieure du lac.

Diagnose.

Pigmenté ; dessin dorsal constant, différent chez le jeune de celui de l'adulte ; pigmentation brune et taches claires. Deux *yeux* noirs entourés d'un espace clair. Taille = 18 × 4 mm. Pelote adhésive bien individualisée.

Testicules très petits, surtout dorsaux.

Topographie de l'appareil copulateur très proche de celle de *D. adenodactylosum*. Pénis très grand. Glandes au-dessous de l'orifice génital.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *lychnidicum* (Stankovic, 1969)

Loc. : Yougoslavie et Albanie.

Zone sublittorale du lac d'Ohrid.

Diagnose.

Pigmenté de brun, sauf la tête et une tache en forme de croix sur la partie dorsale ; deux *yeux*. Taille = 6 à 7 mm.

Pénis plus petit et à droite de l'organe musculo-glandulaire très allongé.

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *prespense* (Stankovic, 1969)

Loc. : Yougoslavie.

Région littorale du lac de Prespa.

Diagnose.

Espèce voisine de *D. maculatum*.

Pigmentation brune sauf sur le lobe frontal et les bords latéraux du corps ; deux *yeux* rapprochés ; pas de différenciation du pénis en flagelle.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *sancti-nauni* (Stankovic et Komarek, 1927)
(figure 15, 4)

Syn. : *Neodendrocoelum sancti-naumi* Stankovic et Komarek, 1927 ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *sancti-naumi* Kenk (1930) ; *D.* (*Neodendrocoelum*) *sancti-noumi* de Beauchamp (1932) ; *Neodendrocoelum sancti-naumi* Stankovic (1969).

Loc. : Yougoslavie.

Sources des environs du lac d'Ohrid et zone littorale du lac lui-même.

Diagnose.

Pigmentation brune et taches claires régulières et allongées ; des *yeux* rapprochés. Taille = 8 × 4 mm.

Caecums digestifs très peu nombreux, 4 à 6 supérieurs, une douzaine inférieurs.

Testicules très petits, surtout ventraux.

Épais coussinet circulaire de glandes s'ouvrant autour de l'orifice génital. Large communication entre les atriums effectuée par une boutonnière verticale.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *komareki* (Stankovic, 1969)

Loc. : Yougoslavie.

Nord-Est du Lac d'Ohrid.

Diagnose.

Seul le dessin dorsal le différencie de *D. sancti-naumi* ; il comporte cinq à six taches claires inégales, de chaque côté de la ligne médiane.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *lacustre* (Stankovic, 1937)

Syn. : *Neodendrocoelum lacustre* Stankovic 1937, 1969.

Loc. : Yougoslavie.

Région sublittorale du lac Ohrid.

Diagnose.

Pigmentation brune en quelques traînées éparses ; deux *yeux* rapprochés. Organe adhésif peu différencié.

Pénis dont l'extrémité présente l'aspect d'un flagelle simple.

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *ohridense* (Stankovic et Komarek, 1927)

Syn. : *Neodendrocoelum ohridense* Stankovic et Komarek 1927, Stankovic (1937, 1969).

Loc. : Yougoslavie.

Lac d'Ohrid.

Diagnose.

Pigmenté, à dessin dorsal caractéristique ; deux petits *yeux*.

Papille pénienne légèrement différenciée en flagelle simple.

Organe musculo-glandulaire très long, d'aspect vermiforme.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *nausicaae* Schmidt, 1862
(figure 15, 5)

Syn. : *Dendrocoelum nausicaae* Schmidt, 1862 ; *Neodendrocoelum nausicaae* Stankovic et Komarek (1927) ; *D.* (*Dendrocoelum*) *nausicaae* Kenk (1930) ; *D.* (*Neodendrocoelum*) *nausicaae* de Beauchamp (1932).

Loc. : Yougoslavie.

Herzégovine ; dans de nombreuses sources (de Beauchamp, 1937 *b*).

Région dinarique ; lac de Skutari et sources des environs (Stankovic, 1932), lac d'Ohrid.

Loc. : Grèce.

Iles Ioniennes ; Corfou.

Loc. : Turquie.

Bosphore (Kosswig et Batalgil, 1942).

Diagnose.

Dépigmenté, deux grands *yeux* peu écartés (trois cupules distinctes). Taille — 10 à 20 × 3 mm. Organe adhésif à glandes très nombreuses. 12 à 13 marginaux supérieurs et 21 à 22 inférieurs.

Testicules exclusivement ventraux.

Pénis conique à flagelle ; vésicule séminale spacieuse dans le fond de laquelle aboutissent les canaux déférents. Organe musculo-glandulaire de taille variable mais très développé généralement (manquait chez un individu : de Beauchamp, 1937 *b*, p. 356). Glandes entourant l'orifice génital.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum* ?) *jablanicense* (Stankovic et Komarek, 1927)

Syn. : *Neodendrocoelum jablanicense* Stankovic et Komarek, 1927 ; *Dendrocoelum* (*Dendrocoelum*) *jablanicense* Kenk (1930) ; *D.* (*Eudendrocoelum* ?) *jablanicense* de Beauchamp (1932, 1937 *b*) ; *Neodendrocoelum jablanicense* Stankovic, 1969.

Loc. : Yougoslavie.

Près du lac d'Ohrid ; source Sum, Struga (avec *D. maculatum*).

Diagnose.

Pourrait être un *D. nausicaae s. lato.*

Dépigmenté ; deux *yeux* légèrement rapprochés ; petite taille.

Source : MNHN, Paris

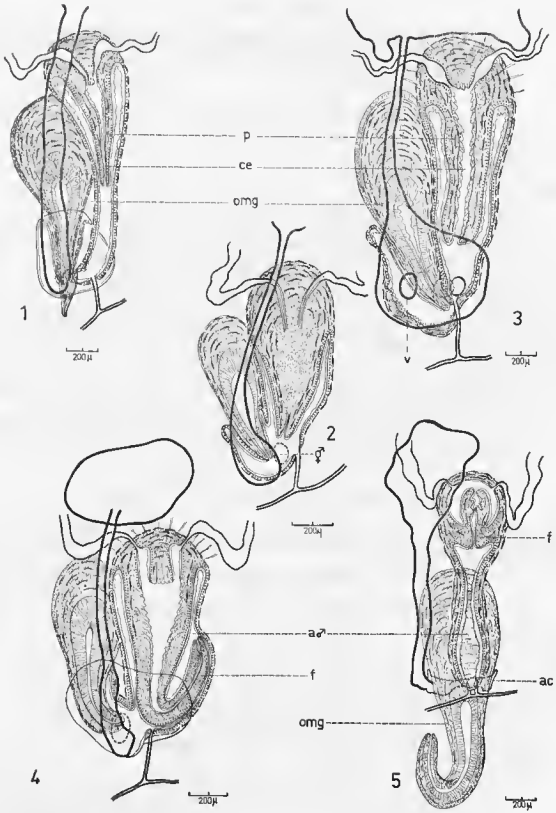


Fig. 15. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Neodendrocoelum* : 1. — *D. adenodactylosum* ; 2. — *D. plesiaphthalmum* ; 3. — *D. maculatum* ; — 4. *D. sanctinaumi* ; 5. — *D. nausicaae* [redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp] ; *f*, flagelle.

Source : MNHN, Paris

Pénis présentant un aspect de champignon ; papille analogue à un flagelle ; les deux canaux déférents semblent se réunir à leur point d'abouchement dans le bulbe, au niveau de la vésicule. Le fond de l'organe musculo-glandulaire d'assez petite taille, orienté presque transversalement, est situé à droite.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *cruciferum* (Stankovic, 1969)

Loc. : Yougoslavie et Albanie.

Zone sublittorale du lac d'Ohrid.

Diagnose.

Dépigmenté en partie : trois étroites bandes de pigment, plus deux taches formant une croix ; deux *yeux*. Taille = 20 à 23 mm. Organe adhésif bien différencié.

Pénis à bulbe volumineux musclé et papille invaginable. Long atrium mâle. Organe musculo-glandulaire piriforme. Nombreuses glandes autour de l'orifice génital.

Dendrocoelum (*Neodendrocoelum*) *magnum* (Stankovic, 1969)

Loc. : Yougoslavie.

Région sublittorale du lac d'Ohrid.

Diagnose.

Pigmentation brune à taches claires ramifiées, une bande médio-dorsale ; deux *yeux* rapprochés. Taille = 24 à 26 mm. Organe adhésif peu développé.

Pénis à bulbe peu musclé ; papille invaginée. Puissant organe musculo-glandulaire piriforme. Nombreuses glandes entourant l'orifice génital.

6. Sous-genre Palaeodendrocoelum (Codreanu, 1949)

L'indéniable parenté de cette forme avec les formes précédentes ne permet en aucun cas de la soustraire à l'ensemble du genre *Dendrocoelum*. Les caractères externes ne peuvent à eux-seuls justifier cette séparation générique.

Sous-genre représenté par deux espèces roumaines dont la première est l'espèce type.

Dendrocoelum (*Palaeodendrocoelum*) *romanodanubialis* (Codreanu, 1949)

Loc. : Roumanie.

Banat ; Portes de Fer, défilé du Danube (Codreanu, 1949 et 1950).

Diagnose.

Coloration beige, translucide ; 14 à 31 *yeux* punctiformes. Petite taille = 9 × 1 mm. Organe adhésif différencié.

Caecums digestifs = 11 antérieurs, 11 postérieurs ; 4 à 7 sur le tronc commun.

Testicules uniquement ventraux.

Pénis massif, piriforme, à musculature compacte ; longue papille terminée par un flagelle non invaginable ; pas de vésicule séminale ; atrium mâle à paroi épaisse. Grand organe musculo-glandulaire ; bulbe extrêmement haut et papille rétrécie. Oviducte embrassant le canal de la bourse, long et mince, qui s'ouvre dans l'atrium commun par un considérable sphincter vaginal.

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (*Palaeodendrocoelum*) *geticum* Codreanu et Balcesco, 1970

Loc. : Roumanie.

Puits des environs de Bucarest.

Diagnose.

Incomplète, dépourvue de dessin.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 10 à 12 mm.

Pénis à papille conique ; musculature de l'atrium mâle peu épaisse.

7. Sous-genre EUDENDROCOELUM Komarek, 1926

Komarek créait le genre *Eudendrocoelum* pour les espèces *lacteum*, *infernale* et *subterraneum*. De Beauchamp (1932) isolait les deux premières dans le sous-genre *Dendrocoelum*, conservant la dernière comme type du sous-genre *Eudendrocoelum* qui regroupe actuellement un ensemble de dix espèces.

Il apparaît une difficulté constante à rapprocher ces formes, qui résulte de la variabilité observée au sein même de chaque espèce. En effet, les espèces de ce sous-genre sont caractérisées par la structure contrastée de leur pénis qui présente, à la base du bulbe, une couche circulaire très épaisse qui disparaît progressivement vers l'apex. Déjà chez quelques *Dendrocoelides* s'observe l'ébauche de cette différenciation (*D. warnimonti*, *D. lescherae*) et il est évident que se retrouvent tous les termes de passage entre le pénis simple de *D. regnardi* et celui de *D. lacteum* qui atteint un maximum de complexité. Cependant, dans le but de rendre plus commode et maniable la classification, je conserverai la coupure *Eudendrocoelum* — *Dendrocoelum*.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *sollaudi* (de Beauchamp, 1931)
(figure 16, 1)

Syn. : *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *cavaticum sollaudi* de Beauchamp, 1931, 1971.

Loc. : France.

Département du Jura ; grotte de Cernois (Colin, 1964) ; grotte des Foules (de Beauchamp, 1954, 1971 ; Colin, 1964).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme ; deux lobes céphaliques arrondis rejettés vers les flancs. Taille = 12 à 22 × 4,5 mm. Organe adhésif très développé.

Caecums digestifs = 11 à 18 supérieurs et 21 à 30 inférieurs dont un certain nombre se situe sur un tronc commun constant.

Testicules ne dépassant pas l'appareil copulateur, généralement dorsaux.

Pénis long et musclé ; papille à musculature périphérique épaisse sauf à l'extrême pointe, pouvant s'invaginer (forme une « tulipe » analogue à celle de *D. infernale* mais moins importante chez un individu de la grotte des Foules) ; séparation complète des deux atriums. Organe musculo-glandulaire deux fois plus petit que le pénis.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *hussoni* Sauber, 1970

Loc. : Grand-Duché de Luxembourg.

Hautbellain ; source captée à Schucklai.

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 15 à 19 × 3 à 4 mm.

Caecums ramifiés et testicules nombreux.

Pénis à bulbe très musculeux et papille invaginable dont la musculature circulaire disparaît vers l'extrémité. Étroite communication entre les atriums.

Une comparaison précise de cette espèce et de *Dendrocoelum collini* s'impose car seule la longueur de la papille pénienne semble les différencier.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *remyi* de Beauchamp, 1926
(figure 16, 2)

Syn. : *Dendrocoelum remyi* de Beauchamp, 1926 ; *D.* (*subgen.* ?) *remyi* Kenk (1930) ; *D.* (*Eudendrocoelum*) *remyi* de Beauchamp (1932).

Loc. : France.

Département de la Haute-Saône ; Servance, le Menisot, sources.

Département de Meurthe-et-Moselle ; Saint Nicolas-de-Port (+ *P. albissima*).

Département de la Haute-Marne ; Châteauvillain, dans l'Aujon.

Loc. : Belgique.

Liège ; Ramet, source de Ramioul (Gourbault, 1971).

Diagnose.

Dépigmenté, anophthalme. Taille = 12 à 18 × 3 mm ; bords peu ondulés. Organe adhésif bien développé, en cupule.

Caecums = 10 à 12 supérieurs, 16 à 20 inférieurs.

Testicules sur tout le corps, plus rares du côté dorsal.

Pénis à bulbe ovoïde musculeux ; papille en deux parties, épaisse musculature circulaire périphérique dans la partie supérieure, la partie terminale s'amincit en flagelle invaginable ; long atrium mâle à faible musculature. Canal de la bourse présentant une musculature circulaire très épaisse dans son tiers inférieur. Organe musculo-glandulaire grand et vertical, situé franchement à droite, à cavité spacieuse.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *gineti* de Beauchamp, 1954
(figure 16, 3)

Loc. : France.

Département de l'Isère ; Saint-Mesme, grotte du Guiers-vif (Ginet, 1953, 1961).

Département de la Savoie ; grotte de la Balme et résurgence de la Goule noire (avec *C. alpina*) (Ginet, 1961).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 13 à 18 × 3 à 3,5 mm ; épaisseur du corps très faible. Organe adhésif de type classique.

Caecums digestifs = 20 supérieurs et 30 inférieurs.

Testicules peu nombreux, dorsaux et ventraux, atteignant le milieu du pharynx.

Pénis grand et piriforme, à large bulbe musculeux, vésicule séminale spacieuse ; papille pénienne dont l'extrémité constitue un flagelle effilé. Atrium mâle à épithélium mince et faible

Source : MNHN, Paris

musculature, communiquant avec l'atrium commun par une lente étroite caractéristique, qui débute au niveau de ses culs-de-sac et se prolonge par l'oviducte commun vers le bas. Canal de la bourse extrêmement mince ; sa musculature circulaire s'épaissit lorsqu'il s'infléchit pour pénétrer dans l'atrium commun. Organe musculo-glandulaire à droite, oblique, saillant par le pore génital, bien pourvu en fibres musculaires.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *bohemicum* Komarek et Kunst, 1956

Syn. : *Dendrocoelum hercynicum* Flössner, 1959 (d'après Dahm, 1967).

Loc. : Allemagne.

Erzgebirge ; Bade, Vapenka.

Diagnose.

Dépigmenté, dépourvu d'organe adhésif. Taille = 15 à 20 × 2 à 2,5 mm.

Papille pénienne très développée, à musculature circulaire très forte dans sa partie supérieure et plus faible vers la pointe dont l'extrémité est invaginée ; grande vésicule séminale.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *parvioculatum* de Beauchamp, 1932

Loc. : Yougoslavie.

Herzégovine ; Monts Zlatibor, Paljevina, source Gora Voda.

Diagnose (établie sur un unique exemplaire).

Dépigmenté ; deux petits *yeux* rapprochés. Taille = 5 à 7 × 2 à 3 mm. Organe adhésif présent.

Caecums digestifs au nombre d'une quinzaine sur chaque branche.

Testicules petits et ventraux.

La topographie de l'appareil copulateur n'est pas sans rappeler *D. nausicaae* : pénis à demi-invaginé, de façon irrégulière dans la vésicule séminale. Atrium mâle ouvrant dans l'atrium commun, peu spacieux, par un léger rétrécissement. Organe musculo-glandulaire trapu, situé à droite du pénis ; la portion épithéliale, très développée et excentrique, a rejeté dorsalement la musculature.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *subterraneum* Komarek, 1919

Syn. : *Dendrocoelum subterraneum* Komarek, 1919 ; *Eudendrocoelum subterraneum* Komarek (1926) ; *D.* (*subgen.* ?) *subterraneum* Kenk (1930) ; *D.* (*Eudendrocoelum*) *subterraneum* de Beauchamp (1932) ; *Eudendrocoelum subterraneum* Stankovic (1969).

Loc. : Yougoslavie.

Croatie ; Ogulin, grotte Medjvjedica.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 16 à 20 × 3 à 5 mm. Organe adhésif très réduit.

Pénis libre aussi long que le bulbe mais divisé en deux moitiés très différentes : la proximale trapue, enveloppée de 5 à 6 couches de fibres circulaires, la distale sans musculature, à lumière dilatée. Long atrium mâle divisé en deux parties également : la seconde très musculaire, rétrécie au niveau de l'abouchement avec l'atrium commun dont la partie droite, qui se continue par le canal de la bourse, possède une musculature très épaisse. Organe musculo-glandulaire à musculature très dense.

Source : MNHN, Paris

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum ?*) *beauchampi* del Papa, 1952

Loc. : Italie.

Gênes ; grotte Carassola, galerie artificielle.

Diagnose (basée sur l'examen d'un seul exemplaire).

Dépigmenté et anophthalme ; taille = 9 × 3 mm.

Caecums digestifs = 25 à 30.

Bulbe pénien court et musculeux et longue papille à large canal éjaculateur dilaté vers la base.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *botosaneanui* del Papa, 1965

Loc. : Roumanie.

Banat ; Anina, *grotte Marghitas et *grotte Ponor-Plopa (Orghidan et al., 1965, p. 91). Lors de mes visites les 29 et 30 septembre 1966, aucun Triclade n'a pu être récolté.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 17 × 6 mm.

Caecums digestifs = 9 à 10 supérieurs et 16 à 18 inférieurs.

Pénis à bulbe large et musculeux ; papille péniale allongée et piriforme (flagelle ?) ; large canal éjaculateur.

Dendrocoelum (*Eudendrocoelum*) *tubuliferum* de Beauchamp, 1919
(figure 16, 4)

Syn. : *Dendrocoelum tubuliferum* de Beauchamp, 1919, (1920) ; *Dendrocoelides tubuliferum* Spandl (1926) ; *Dendrocoelum* (*Paradendrocoelum*) *tubuliferum* Kenk (1930) : *D.* (*Eudendrocoelum ?*) *tubuliferum* de Beauchamp (1932).

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie; Postojna, Crna Jama (avec *D. lacteum* et *P. ochridana*) (Biospeologica : XXXIX, p. 296 ; LIV, p. 580).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 8 à 14 × 3 à 4,5 mm. Organe adhésif en coussinet saillant.

Caecums digestifs = 10 à 14 supérieurs ; 13 à 18 inférieurs.

Testicules dorsaux et ventraux, petits et sur toute la longueur du corps.

Bulbe peu musculeux recevant de très nombreuses glandes ; papille cylindrique à musculature périphérique épaisse qui disparaît totalement au niveau de la partie invaginable ; flagelle en forme de tube plus ou moins net. Véritable sphincter à la limite entre les deux atriums. Organe musculo-glandulaire très riche en glandes.

Nombre chromosomique 2 n = 32 (Dahm, 1961, p. 23).

8. Sous-genre DENDROCOELUM s. str.

Un flagelle, nettement différent du reste du pénis et présentant vers l'intérieur des épaississements en bourrelet, caractérise ce sous-genre.

Le pénis est alors court, globuleux, et renferme une vaste vésicule séminale dans laquelle s'épanouit le flagelle

Source : MNHN, Paris

La communication entre les deux atriums se fait au travers d'un orifice étroit.

Espèce type : *Dendrocoelum lacteum* (Müller, 1774).

Cette espèce, largement répandue en Europe (Luther 1961), ne peut être considérée tout au plus que comme trogloxène ; on la rencontre quelquefois dans les sources et les lacs. Elle est trop connue pour qu'il soit utile de revenir sur sa morphologie.

Dendrocoelum (*Dendrocoelum*) *infernale* (Steinmann, 1907)
(figure 16, 5)

Syn. : *Planaria infernalis* Steinmann, 1907, 1909 ; *Dendrocoelum infernale* Böhmig (1909) ; Steinmann (1911) ; Bornhäuser (1913) ; *Eudendrocoelum infernale* Komarek (1926) ; *Dendrocoelum (Paradendrocoelum infernale)* Kenk (1930) ; *D.* (*Dendrocoelum*) *infernale* de Beauchamp (1932 et 1971) ; Aeppli (1951).

Loc. : France.

Département du Haut-Rhin ; Massevaux, source.

Loc. : Suisse.

Canton de Berne ; Beatenhöhle (Strinati, 1966, p. 118), eaux profondes du lac d'Oeschinen et Passwang, source Goldbrünn (Schmassmann, 1920).

Canton de Saint-Gall ; Kristalhöhle (Strinati, 1966, p. 182).

Canton de Schwyz ; Hölloch et Lauiloch (Steinmann, 1907 ; Strinati, 1966, p. 200). Environs de Bâle (Bornhauser, 1913).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 11 à 18 mm. Organe adhésif à nombreuses glandes roses.

Caecums digestifs = 13-14 supérieurs et 20-22 inférieurs.

Testicules sur toute la longueur du corps, plus gros dorsalement.

Bulbe arrondi peu musculeux ; les canaux déférents débouchent dans le plan médian ; papille courte conique et flagelle en forme de tulipe dont l'intérieur est garni de 5 à 6 bourrelets circulaires. Atrium mâle en canal rétréci dans sa moitié inférieure. Organe musculo-glandulaire, à lumière très développée, situé à droite du pénis.

Nombre chromosomique 2 n = 32 (? Aeppli, 1951, p. 512 et Dahm, 1961, p. 6).

b) Genre Miodendrocoelum de Beauchamp, 1929

Ce genre, monospécifique, est caractérisé par les trois particularités suivantes :

— les oviductes fusionnés débouchent en un oviducte impair dans l'atrium commun,

— l'organe musculo-glandulaire correspond à celui défini pour le type *Dendrocoelum*, très différencié et saillant directement dans l'atrium commun.

— le pénis est pratiquement inexistant. C'est le sous-genre *Apodendrocoelum* qui réalise l'intermédiaire, sous ce rapport, entre *Dendrocoelum* et *Miodendrocoelum*.

Miodendrocoelum parisi de Beauchamp, 1929
(figure 17, 1)

Syn. : *Dendrocoelum* (subgen. ?) *parisi* Kenk (1930).

Loc. : France.

Département de la Côte-d'Or ; Dijon, puits.

Source : MNHN, Paris

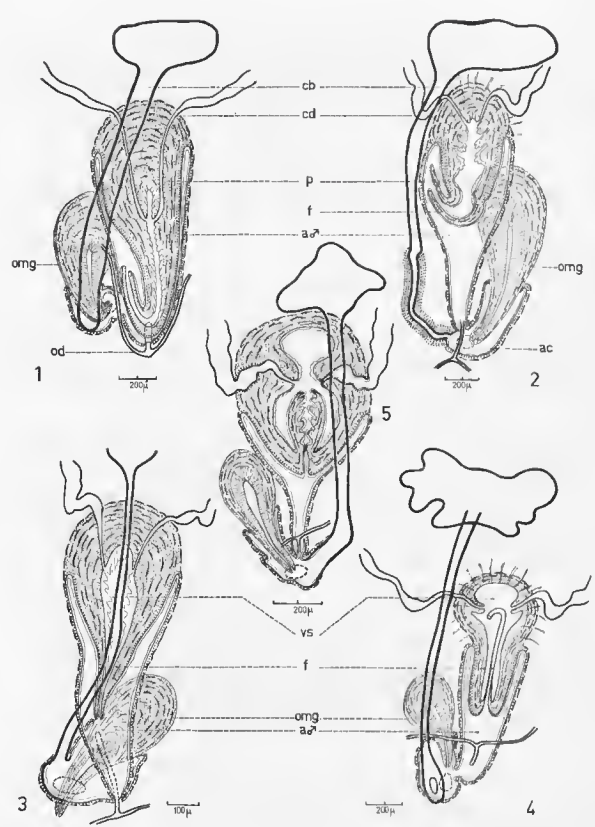


Fig. 16. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés du genre *Dendrocoelum*, sous-genre *Eudendrocoelum* (1. — *D. sollaudi* ; 2. — *D. remyi* ; 3. — *D. gineti* ; 4. — *D. tubuliferum*) et *Dendrocoelum s. str.* (5. — *D. infernale*) [redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp].

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Aspect extérieur aberrant, corps étroit et épais. Taille = 7 à 9,5 × 1,5 mm. Pharynx très court, inséré au milieu du corps. Fossette adhésive assez profonde et éloignée du bord antérieur.

Testicules très en arrière des ovaires, dorsaux et ventraux.

Absence totale de pénis ; vésicule large et aplatie et conduit indivis à musculature périphérique se différenciant sur sa longueur, séparé de l'atrium commun par un simple rétrécissement ; au-dessous débouche l'oviducte commun extrêmement court. Oviducte gauche embrassé par le canal de la bourse. Organe musculo-glandulaire effilé, à cavité spacieuse et musculature très enchevêtrée.

c) Genre Acromyadenium de Beauchamp, 1931

Genre monospécifique d'Afrique du Nord. Le pharynx rappelle celui des *Polycladodes*. L'appareil copulateur est caractérisé par :

— l'allongement de la gaine de l'organe musculo-glandulaire,

— la réduction de la bourse copulatrice à une anastomose génito-intestinale.

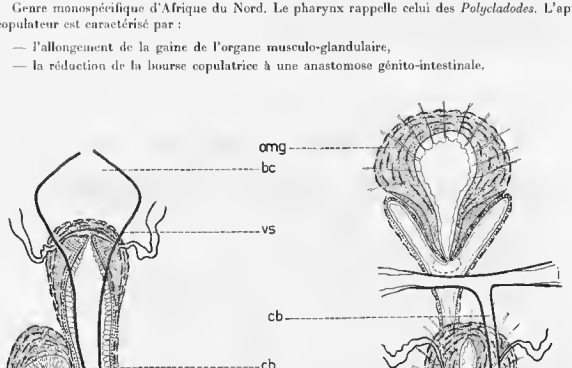


Fig. 17. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés des genres : 1. — *Miodendrocoelum* et 2. — *Acromyadenium* [redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp].

Source : MNHN, Paris

Acromyadenium marocanum de Beauchamp, 1931
(figure 17, 2)

Loc. : Maroc.

Moyen-Atlas ; au sud d'Azrou : Bekrit, dans l'Oued Amergons et Itzer (altitude 1500 à 2000 m).

Diagnose.

Teinte générale brun clair due aux rhabdites ; *yeux* nombreux (4 à 7) disposés en arc de cercle, de chaque côté. Taille = 7 à 10 × 3,5 mm ; corps épais (1 mm). Organe adhésif : simple plexus musculaire diffus.

Caecums digestifs = 7 à 8 supérieurs ; 18 inférieurs.

Testicules répandus dans tout le corps, dans le même plan frontal que les caecums.

Pénis conique, court et peu musclé ; abouchement des canaux déférents vers le milieu du pénis libre.

La distribution, en Europe, des espèces signalées des genres *Dendrocoelum* (à l'exception du sous-genre *Dendrocoelides*) et *Miodendrocoelum* apparaît sur les figures 18 et 19.

B. — Formes dépourvues d'organe musculo-glandulaire

a) Genre Dendrocoelopsis Kenk, 1930

Ce genre créé par Kenk (1930) pour une espèce européenne, épigée, compte à l'heure actuelle un petit nombre de représentants holarctiques. D'après Hyman (1935) ce genre, du fait de sa répartition très vaste, issu des *Phagocata*, serait plus ancien que le genre *Dendrocoelum*.

Les *Dendrocoelopsis* sont caractérisés par :

— l'absence d'organe musculo-glandulaire,

— le pénis à papille bien développée et bulbe dont la structure demeure simple,

— l'organe adhésif, qui peut être très peu ou au contraire extrêmement différencié.

Six espèces sont connues d'Amérique du Nord et du Japon.

Amérique du Nord :

D. vaginatus Hyman, 1935, dépigmenté ; 2 yeux ; organe adhésif peu différencié.
D. alaskensis Kenk, 1953, dépigmenté ; 2 yeux ; pas d'organe adhésif.
D. piriformis Kenk, 1953, pigmenté ; 2 yeux ; organe adhésif développé.
D. hymanae Kawakatsu, 1968, dépigmenté ; anophthalme ; organe adhésif développé.

Japon :

D. ezensis Ichikawa et Okugawa, 1958, pigmenté ; 2 yeux.
D. lacteus Ichikawa et Okugawa, 1958, dépigmenté ; 2 yeux ; pas d'organe adhésif.

En Europe, à l'espèce type *D. spinosipenis* doivent être rattachées cinq espèces hypogées françaises ; celles-ci ont été décrites en tant que représentants de l'ancien genre *Amyadenium* de Beauchamp, 1931, qui ne diffère en rien des *Dendrocoelopsis* de par la topographie de son appareil copulateur. Une simple particularité, à noter cependant chez toutes les espèces d'*Amyadenium*, réside dans la présence d'une couche de fibres longitudinales *en dedans* de la couche circulaire, au niveau de la musculature du canal de la bourse.

Source : MNHN, Paris

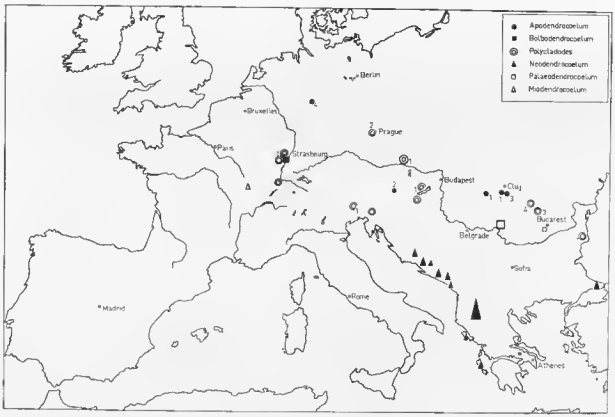


FIG. 18. — Distribution, en Europe, des sous-genres *Apodendrocoelum* (1. — *A. brachyphallus* ; 2. — *A. puteale* ; 3. — *A. lipophallus* ; 4. — *A. boettgeri*), *Polycladodes* (1. — *P. album* ; 2. — *P. caecum* ; 3. — *P. voinovi* ; 4. — *P. affine*), *Bolbodendrocoelum*, *Neodendrocoelum* et *Palaeodendrocoelum*.

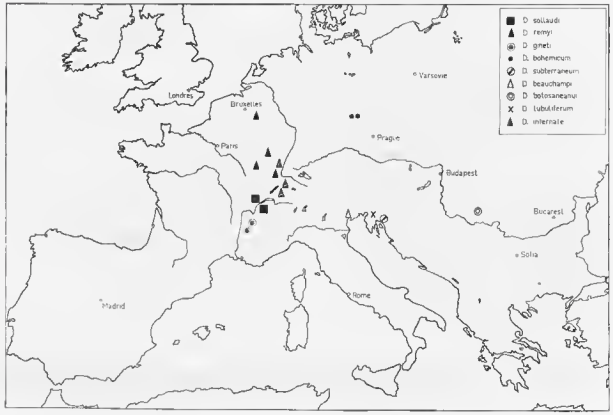


FIG. 19. — Distribution, en Europe, des sous-genres *Eudendrocoelum* et *Dendrocoelum s. str.*, hypogés.

Source : MNHN, Paris

Nous retrouvons ici un problème analogue à celui qui se pose pour le groupe des *Fonticola*. Ces espèces sont toutes obscuricoles et dépigmentées, anophthalmes à l'exception de *A. chattoni*. Elles peuplent exclusivement les eaux souterraines (contrairement aux *Dendrocoelopsis s. str.*, oculés pour la plupart) et jusqu'à ce jour n'ont été récoltées que dans les Pyrénées (une sous-espèce a été décrite de Russie) et la Bourgogne (figure 20). Je les tiens donc pour un sous-genre de *Dendrocoelopsis*, à mœurs obscuricoles dont elles diffèrent par un seul détail d'ordre anatomique.

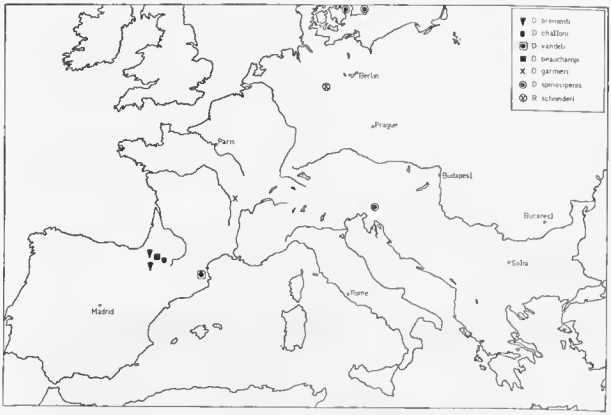


FIG. 20. — Distribution, en Europe, de Dendrocoelidae hypogés dépourvus d'organes musculo-glandulaires : genre *Dendrocoelopsis* et *Rectocephala*.

Dendrocoelopsis spinosipenis (Kenk, 1926)

Syn. : *Dendrocoelopsis spinosipenis* de Beauchamp (1932) ; (?) *Digonoporus macroposthia* An der Lan, 1941 (d'après Dahm, 1960).

Loc. : Yougoslavie.

Slovénie ; Ljubljana, dans deux petits ruisseaux et dans des sources des environs de la ville.

Loc. : Suède.

Scania ; lac Ivosjon (Holmquist, 1953).

Loc. : Danemark.

Lac Esrom (An Der Lan, 1941).

Diagnose.

Dépigmenté ; deux *yeux* écartés. Taille = 17 × 2,5 mm. Ventouse véritable analogue à celle des Trématodes.

Source : MNHN, Paris

Caecums = 7 à 8 supérieurs ; 20 à 26 inférieurs.

Pénis à bulbe peu musculeux et vésicule dorsale ; canal éjaculateur mince ; papille à épithélium externe aplati, renfermant des aiguilles saillantes d'aragonite. Oviducte commun totalement entouré de glandes qui se prolongent sur les deux oviductes pairs. Canal de la bourse formant une anse très vaste et dilatée au-dessous de l'orifice génital.

Nombre chromosomique 2 n = 10 (Dahm, 1960, p. 17).

Sous-genre Amyadenium (de Beauchamp, 1931)

Dendrocoelopsis (*Amyadenium*) *vandeli* (de Beauchamp, 1931)
(figure 21, 1)

Loc. : France.

Département des Pyrénées-Orientales ; *Baillaury, rivière temporaire, Banyuls-sur-Mer.

Malgré de nombreuses prospections je n'ai jamais pu récolter à nouveau cette espèce signalée cependant par Angelier (1953) dans le milieu interstitiel de la vallée du Teeh. Espèce type du sous-genre.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 8 × 2 mm. Organe adhésif analogue à celui des *Dendrocoelum*.

Caecums digestifs = 15 supérieurs ; 20 à 25 inférieurs ; tronc commun constant.

Testicules petits, uniquement dorsaux. Pénis ovoïde peu musculeux. Les deux atriums ne peuvent être différenciés.

Dendrocoelopsis (*Amyadenium*) *beauchampi* (Gourbault, 1969)
(figure 21, 2)

Loc. : France.

Département des Hautes-Pyrénées ; *grotte de Montalibet (Biospeologica : LXXVII, p. 291) ; * grotte de Bétharram (Biospeologica : XXIV, p. 548 ; XXXIII, p. 495 ; LIV, p. 599).

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Petite taille = 7 × 1 mm. Organe adhésif peu musculeux.

Caecums digestifs = 10-12 supérieurs et même nombre d'inférieurs.

Testicules dorsaux, sur toute la longueur du corps.

Pénis petit et sphérique ; bulbe à parenchyme lache et vaste vésieule séminale, supérieure à l'abouchement des eanaux déférents. Papille à parenchyme dense et une couche musculaire externe. Oviducte commun très court. Canal de la bourse très mince, élargi en large boucle dans sa partie postérieure.

Dendrocoelopsis (*Amyadenium*) *chattoni* (de Beauchamp, 1949)
(figure 21, 3)

Loc. : France.

Département des Hautes-Pyrénées ; *grotte de l'Église (Biospeologica : XXXIII, p. 438) ; *galerie artificielle de eaptage de la vallée de l'Arize (Gourbault, 1965 *b*, p. 478).

Source : MNHN, Paris

Diagnose.

Dépigmenté et plurioculé (3 à 14 *yeux* de chaque côté, mais souvent asymétriques). Grande taille = 12-20 × 3 à 6 mm ; corps épais. Organe adhésif en crypte profonde.

Caecums digestifs = 15 à 20 supérieurs et 25 à 30 inférieurs ; possibilité de tronc commun.

Testicules ventraux, s'arrêtant à la base du pharynx.

Pénis conique peu musclé, grande vésicule séminale ; partie inférieure du canal de la bourse hypertrophiée en une anse aussi longue que l'organe mâle tout entier.

Dendrocoelopsis (*Amyadenium*) *brementi* (de Beauchamp, 1919)
(figure 21, 4)

Syn. : *Planaria brementi* de Beauchamp, 1919, 1920 ; *Amyadenium brementi* de Beauchamp (1932).

Loc. : Espagne.

Huesca ; Boltana, Torla, grotte Bujaruelo (Biospeologica : XXXIX, p. 342).

Loc. : France.

Département des Pyrénées-Atlantiques ; *grotte d'Oxibar (Biospeologica : II, p. 529 ; VI, p. 391 ; XVI, p. 97 ; XXXIII, p. 485 ; LXXII, p. 209 ; LXXVII, p. 235). Lors de ma visite de la grotte, le 10 novembre 1964, aucune Planaire n'a pu être récoltée.

Une sous-espèce *Dendrocoelopsis* (*Amyadenium*) *brementi oculatum* (Porfirjeva, 1958) a été signalée dans la faune caucasienne.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Petite taille : 3,5 à 7 × 1,2 mm ; corps épais. Organe adhésif bien développé, en crypte profonde.

Caecums digestifs peu ramifiés = 11-12 supérieurs ; 13-15 inférieurs, sans anastomoses.

Testicules en une rangée dorsale.

Pénis nettement divisé au niveau d'une constriction ; gland dépourvu de musculature. Canal de la bourse peu renflé.

Dendrocoelopsis (*Amyadenium*) *garmieri* (de Beauchamp, 1950)
(figure 21, 5)

Loc. : France.

Département de Saône-et-Loire ; la Clayette, puits.

Diagnose.

Dépigmenté et anophthalme. Taille = 13 × 2,5 mm. Organe adhésif bien développé, profonde dépression.

Caecums digestifs = 30 supérieurs, 25 inférieurs ; quelques-uns sur un tronc commun.

Testicules dorsaux, petits et nombreux.

Grand pénis effilé à petit bulbe peu musculeux renfermant la vésicule séminale où les canaux débouchent latéralement ; l'oviducte commun, simple réunion des deux oviductes pairs, débouche très haut dans l'atrium mâle. Canal de la bourse, sans anse terminale, caractérisé cependant par sa musculature.

Source : MNHN, Paris

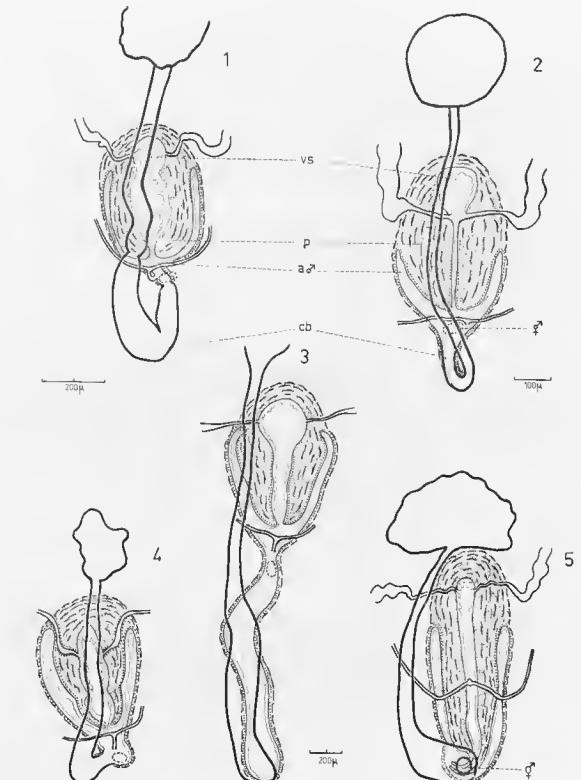


FIG. 21. — Schémas, en vue dorsale, d'appareils copulateurs de Dendrocoelidae hypogés du genre *Dendrocoelopsis*, sous-genre *Amyadenium* : 1. — *D. vandeli* ; 2. — *D. beauchampi* ; 3. — *D. chattoni* ; 4. — *D. brementi* ; 5. — *D. garnieri* [schémas 1, 3, 4 et 5 redessinés d'après les coupes et figures de de Beauchamp].

Source : MNHN, Paris

b) Genre Bdellocephala de Man, 1874

Ce genre regroupe cinq espèces.

— Quatre espèces se rencontrent en Asie :

B. angarensis (Gerstfeld, 1858) ; *B. annandalei* Ijima et Kaburaki, 1916 ; *B. brunnea* Ijima et Kaburaki, 1916 ; *B. parva* Zabusova, 1936.

— Une seule espèce peuple toute l'Europe non méditerranéenne, mais de façon sporadique (Luther, 1961) :

B. punctata (Pallas, 1774), espèce type.

Ce sont des Dendrocoelidae épigés caractérisés par un appareil copulateur dépourvu d'organe musculo-glandulaire et à pénis rudimentaire.

Ce genre est tenu pour hétérogène par de Beauchamp (1932, p. 265). Hyman a isolé certaines formes attribuées au genre suivant.

c) Genre Rectocephala Hyman, 1953

Le caractère distinctif tient au fait que la vésicule séminale, glandulaire, se confond avec l'atrium mâle (d'ailleurs très réduit), au lieu d'en être séparée par un bulbe musculeux.

Dans ce genre créé à l'occasion de la description de *R. exotica* et dont l'espèce type est *R. mediobuccalis*, Hyman inclue l'espèce obscuricole européenne *R. schneideri*. C'est la seule espèce européenne du genre ; trois autres sont asiatiques : *R. baicalensis* (Zabusov, 1903), *R. kamtschatica* (Zabusova, 1929), *R. mediobuccalis* (Zabusova, 1929), et une est connue d'Amérique du Nord : *R. exotica* Hyman, 1953.

Rectocephala schneideri (Komarek, 1930)

Syn. : *Bdellocephala schneideri* Komarek, 1930 ; de Beauchamp (1932) ; *Rectocephala schneideri* Hyman (1953).

Loc. : Allemagne.

Harz ; ancienne galerie de mine à Grumbach, entre Clausthal et Goslar.

Diagnose.

Dépigmentée et anophthalme. Taille = 8 mm. Organe adhésif très développé en crypte glandulaire.

Papille pénienne réduite à un simple repli ; vésicule séminale spacieuse et canaux déférents latéraux. Atrium à épithélium épais se réunissant à l'orifice avec le canal de la bourse.

De Beauchamp (1932, p. 266) suggère de l'envisager comme une mutation régressive d'un *Apodendrocoelum* ayant perdu brusquement son organe musculo-glandulaire.

III. — *CONCLUSION*

Les Dendrocoelidae, contrairement aux Planariidae, peuvent présenter un aspect extérieur assez caractéristique du fait de leur dépigmentation, de l'absence très fréquente d'yeux, mais sortent en raison de l'aspect sinueux de la région marginale du corps et de la différenciation du bord frontal où

Source : MNHN, Paris

se situe l'organe adhésif ; leur taille est relativement grande et peut atteindre jusqu'à 4 cm, chez les formes européennes.

1. — En Europe, cette famille comprend tout d'abord deux genres dont les représentants sont tous pourvus d'organes musculo-glandulaires. Il s'agit du genre monospécifique *Miodendrocoelum*, dont le pénis est réduit et chez lequel l'oviducte impair débouche dans l'atrium commun, et du genre *Dendrocoelum* qui regroupe la plupart des espèces décrites de la famille des Dendrocoelidae puisque, à lui seul, il en possède actuellement soixante-trois.

Huit sous-genres de *Dendrocoelum* ont été créés en se fondant sur la morphologie de l'appareil copulateur ; cette classification repose en particulier sur la structure du pénis, qui est simple chez les *Dendrocoelides*. Le pénis se réduit et disparaît chez *Apodendrocoelum* ; il présente un grand développement du bulbe chez *Bolbodendrocoelum* et de l'ensemble de l'organe chez *Neodendrocoelum*. La papille pénienne se termine par un flagelle simple chez *Palaeodendrocoelum* et chez *Eudendrocoelum* ; ce flagelle, nettement différencié, présente une série d'épaississements en bourrelet dans le sous-genre *Dendrocoelum*. Enfin, *Polycladodes*, dont l'appareil copulateur rappelle celui des *Dendrocoelides*, se différencie essentiellement par la présence d'une deuxième couche musculaire longitudinale placée en dedans de la couche circulaire, au niveau de la zone externe du pharynx.

En Europe encore, trois genres possèdent un petit nombre de représentants dépourvus d'organe musculo-glandulaire.

Le genre *Dendrocoelopsis* dont le pénis présente une papille bien développée et un bulbe à structure simple, compte six espèces ; cinq d'entre elles, toutes hypogées, peuvent être regroupées dans le sous-genre *Amyadeniuus*.

Le genre *Bdellocephala* possède une espèce européenne épigée ; une espèce hypogée s'inscrit dans le genre *Rectocephala*, voisin du précédent et dont la vésicule séminale glandulaire se confond avec l'atrium mâle très réduit.

2. — Le recensement des différentes espèces de Dendrocoelidae m'a amenée à étudier la distribution de ces formes en Europe. Étant donnée la discontinuité des recherches et l'aspect fragmentaire des prospections, il est impossible de dresser une répartition géographique définitive des espèces. Toutefois, l'état des connaissances actuelles permet d'apporter quelques précisions concernant ce problème biogéographique.

Lemée (1967) reconnaît, selon leurs caractéristiques, cinq principales aires de distribution. Les aires cosmopolites sont peu fréquentes chez les Paludicoles en général et inexistantes chez les Dendrocoelidae. Au contraire, à l'autre extrémité de cette classification, les aires endémiques, dont la surface est très variable selon l'entité taxonomique considérée, représentent la majorité des cas ; les différences reconnues d'un point de vue évolutif se retrouvent au niveau des diverses espèces.

a) *Répartition des* Dendrocoelidae *épigés*

Le nombre de ces espèces est faible ; deux d'entre elles (*Dendrocoelum lacteum* et *Bdellocephala punctata*) présentent une vaste répartition européenne. Une troisième (*Deadrocoelopsis spinosipenis*) se rencontre en des stations très éloignées (Suède — Yougoslavie) ; aucune localité isolée n'est connue entre ces deux aires. Cette disjonction pourrait avoir pour origine la fragmentation d'une aire initialement continue, fait qui plaiderait en faveur de l'ancienneté du genre.

Enfin les *Neodendrocoelum*, pigmentés et lacustres, portent à seize le nombre des espèces de Dendrocoelidae épigés. Stankovic (1960) a délimité avec précision la répartition de ces endémiques reliques, survivants de formes anciennes antérieures à l'époque glaciaire et strictement limitées à la région balkanique. Six sont les hôtes exclusifs du lac d'Ohrid ; une espèce très proche (*D. prespense*) s'est différenciée au niveau du lac de Prespa, sans doute à partir d'une souche commune. L'espèce dépigmentée *D. adenodactylosum* peuple les deux lacs. Ceux-ci, qui devaient communiquer (au Pliocène) par le lac de Korca, actuellement desséché, ne présentent plus que des connections par voie souterraine. L'origine lacustre de ces *Neodendrocoelum* apparaît nettement à l'observation de l'importante série d'espèces ayant évolué au niveau du bassin yougoslave. Une très grande similitude de situa-

Source : MNHN, Paris

tion se retrouve pour la faune des Paludicoles du lac Baïkal (Kozhov, 1963) à endémisme prononcé et qui compte présentement plus de 80 espèces oculées (Livanov, 1962) réparties des zones littorales aux zones abyssales. A la suite de l'assèchement des anciens lacs dinariques, certains *Neodendrocoelum* semblent avoir trouvé refuge dans les sources (*D. nausicaae*) où leur implantation s'est produite secondairement. En revanche, ils ne sont pas signalés dans les eaux souterraines de ces mêmes régions.

Delamare Deboutteville et Botosaneanu (1970, p. 103) ont montré la profonde originalité des formes des grands lacs anciens, endémiques qui tout particulièrement mettent en lumière le problème de la spéciation.

b) *Répartition des* Dendrocoelidae *hypogés*

La grande majorité des Dendrocoelidae est constituée par des formes hypogées; leur nombre est beaucoup plus élevé que celui des formes épigées puisqu'il dépasse une cinquantaine d'espèces.

Le sous-genre *Dendrocoelides* dont les représentants proviennent tous exclusivement des eaux souterraines, comporte à lui seul plus de la moitié des espèces de Triclades hypogés. A l'exception de l'Espagne, des péninsules italiennes et helléniques où ils n'ont jamais été signalés (alors qu'on en connaît une espèce en Algérie), les *Dendrocoelides* sont largement répartis en Europe mais se sont plus particulièrement différenciés aux abords des régions montagneuses, des Pyrénées aux Carpathes (figure 13).

Il apparaît une grande diversité au niveau de la dispersion géographique des Dendrocoelidae qui présentent des aires plus ou moins étendues selon les espèces considérées. Quatre d'entre elles sont représentatives d'un type de répartition assez vaste : *Dendrocoelum collini* peuple l'Est de la France, atteint la Belgique dans sa limite septentrionale et l'Italie au Sud. *D. cavaticum*, fréquent au Nord du Jura, se retrouve aux sources de l'Aller et jusqu'à Prague. *D. mrazeki* apparaît en divers points, de Tchécoslovaquie en Pologne. Enfin, *D. album* est signalé sur un territoire s'étendant du fossé Rhénan à la Roumanie et serait, pour de Beauchamp (1932), une forme balkanique ayant suivi la bordure nord des Alpes.

Le plus souvent les répartitions sont beaucoup plus strictes. Ainsi, par exemple, *D. reguardi* s'est établi dans les eaux souterraines de l'Albigeois, *D. tuzetae* à la limite des départements de l'Aude et de l'Ariège. *D. remyi* peuple les nappes de l'Est de la France et *D. polymorphum* celles de la province de Dobroudja.

Mais ce type de répartition peut encore se réduire ; les espèces se trouvent alors localisées sur quelques kilomètres carrés. Un grand nombre d'entre elles, peut-être en raison de l'insuffisance de notre connaissance de leur dispersion véritable, semblent entrer dans cette catégorie.

L'étroite parenté entre les *Dendrocoelopsis* français d'une part et la forme épigée de Yougoslavie d'autre part, rend compte de leur isolement au cours des temps. Les premiers ont éclaté en un petit nombre d'espèces dont quatre s'échelonnent tout au long de la chaîne des Pyrénées, d'Est en Ouest : *D. vandeli, D. chattoni, D. beauchampi* et *D. brementi*. L'endémisme apparaît donc également, et en de multiples exemples, au sein des Triclades hypogés. C'est encore le cas pour *D. carpathicum*, limité aux Carpathes Orientales, et pour de nombreuses espèces, propres à la Roumanie.

Le domaine hypogé qui a donné refuge aux Paludicoles ne semble toutefois pas être habité de façon homogène. Certaines régions sont qualitativement plus riches que d'autres en Dendrocoelidae ; l'Est de la France (des Alpes à la Belgique) compte dix espèces, huit formes différentes se rencontrent dans les Pyrénées ; une seule espèce est signalée dans les Causses. De Roumanie, dix-neuf espèces ont été décrites.

En conclusion, le bilan des connaissances actuelles concernant les Dendrocoelidae hypogés d'Europe (bilan dont l'aspect positif est consigné en Index) laisse donc apparaître des différences importantes au niveau de la répartition des espèces. Dès 1932, de Beauchamp posait la question (p. 347) « les observations dans la nature et les élevages permettent-ils de définir les raisons de leur occurrence ? » Les chapitres suivants contribueront à fournir quelques précisions dans ce domaine. Le même auteur (1932, p. 360) désirant apporter une conclusion à la question de la répartition des Dendrocoelidae estimait que « la densité des stations de la même espèce et d'espèces différentes paraît dépendre beaucoup moins de la nature du terrain que de l'activité avec laquelle ils ont été recherchés ». Nous verrons dans la troisième partie, que ceci n'est que partiellement exact.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

Le recensement des diverses espèces décrites nous autorise à considérer comme riche la faune d'Europe des Tricladés Paludicoles. Elle possède les représentants des deux familles Planariidae et Dendrocoelidae qui composent ce sous-ordre et se différencient essentiellement par la disposition des fibres musculaires de la zone interne de leur pharynx. Les couches musculaires circulaires et longitudinales sont superposées chez les premières et entremêlées chez les secondes. La topographie générale de l'appareil copulateur et la morphologie de ses éléments constitutifs permettent d'effectuer, pour chaque genre, les coupures nécessaires à leur classification ; le plus souvent, la structure du pénis constitue un élément primordial de cette dernière, au niveau même de l'espèce.

Les formes obscuricoles m'ont tout particulièrement intéressée ; l'hétérogénéité des biotopes hypogés dans lesquels ces formes ont été récoltées laisse apparaître qu'il n'existe généralement pas de peuplement restrictif des eaux souterraines par les Paludicoles. J'essaierai toutefois de déterminer dans la troisième partie de ce travail, dans quelle mesure certaines formes sont caractéristiques de différents biotopes et s'il est possible qu'une même espèce puisse se rencontrer indifféremment dans plusieurs milieux hypogés.

I. En Europe, les Planariidae sont représentées par sept genres : *Dugesia*, *Plagnolia*, *Crenobia*, *Planaria*, *Polycelis*, *Phagocata*, *Atrioplanaria*. Trois d'entre eux seulement se rencontrent fréquemment et même exclusivement dans les eaux souterraines : *Plagnolia*, *Phagocata* (*Fonticola*) et *Atrioplanaria*.

Les espèces épigées possèdent une vaste aire de répartition ; elles sont abondantes dans la plupart des cours d'eau, sources et étangs d'Europe (*D. gonocephala*, *D. lugubris-polychroa*, *C. alpina*, *C. montenigrina*, *P. torva*, *P. felina*, *P. nigra*, *P. tenuis*).

L'extension de *D. tigrina*, américaine d'origine et introduite en Europe, s'accroît régulièrement au cours des années. Au contraire deux *Phagocata*, espèces lacustres cantonnées au lac d'Olrid, sont des endémiques stricts.

A quelques exceptions près (*Phagocata vitta*, *P. albissima*) les Planariidae hypogées sont, dans leur ensemble, plus localisées que les espèces épigées. Toutefois, au niveau du genre, *Atrioplanaria* présente une vaste répartition européenne en aires disjointes, et semble établie dans les îles méditerranéennes. L'espèce *A. notadena* montre une répartition réduite à la région qui s'étend de la Tour-de-Pin à Strasbourg, et *Plagnolia vandeli* peuple les eaux souterraines limitrophes des départements de la Haute-Garonne et de l'Ariège.

Enfin, *Dugesia absoloni* d'une part et *Polycelis benazzii* d'autre part, seules espèces hypogées de deux grands genres cosmopolites, n'ont été signalées chacune que dans une unique grotte.

En Europe, la famille des Planariidae laisse donc apparaître une faible représentation, qualitative aussi bien que quantitative, au sein de la faune hypogée aquatique. Quinze espèces uniquement ont été signalées en tant qu'habitantes exclusives des eaux souterraines.

II. Les genres européens de Dendrocoelidae sont au nombre de cinq. Quatre d'entre eux possèdent des représentants dans la faune hypogée (*Dendrocoelum*, *Miodendrocoelum*, *Dendrocoelopsis* et *Rectocephala*). Le cinquième genre, le genre *Bdellocephala*, renferme une seule espèce épigée qui peuple l'Europe occidentale, méditerranéenne, de façon très sporadique.

Le genre *Dendrocoelum* est celui qui présente la diversité la plus grande puisque, à lui seul, il groupe (en tenant compte de l'espèce algérienne *D. vaillanti*) 64 des 73 espèces qui ont été décrites au

Source : MNHN, Paris

total à l'intérieur de la famille. Ces 64 espèces (voir Index 1) se répartissent inégalement dans les 8 sous-genres qui ont été définis. Le genre *Miodendrocoelum* est monospécifique ; le genre holarctique *Rectocephala* n'est représenté que par une espèce en Europe. Enfin, les *Dendrocoelopsis* comptent une espèce épigée et cinq espèces hypogées. Seules les espèces épigées (*Dendrocoelum lacteum*, *Dendrocoelopsis spinosipenis*, *Bdellocephala punctata*) offrent une vaste répartition géographique. Les *Neodendrocoelum*, pigmentés et lacustres, apparaissent comme des formes reliques, endémiques stricts du lac d'Ohrid ou de la région balkanique.

Les formes hypogées possèdent tout au plus une aire de répartition régionale, les plus étendues étant toutefois celles de *Dendrocoelum collini* (de l'Italie à la Belgique), de *D. cavaticum* (Nord du Jura, sources de l'Alb), de *D. mrazeki* (quelques stations en Tchécoslovaquie et Pologne).

L'aire d'extension peut se réduire chez d'autres espèces, telles *D. regnardi* (eaux souterraines de l'Albigeois), *D. tuzetae*, *D. remyi*. Cependant la majorité des espèces sont cantonnées en des stations uniques ou en quelques localités très proches les unes des autres.

Le bilan des prospections biospéologiques effectuées en Europe au cours des dernières années se traduit donc, comme l'on pouvait s'y attendre, par une nette augmentation du nombre des formes décrites et par l'apport de nouvelles données géonémiques permettant d'accroître les connaissances biogéographiques concernant les Triclades Paludicoles hypogés.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY OF THE FIRST PART

A general survey of species has shown that Tricladida Paludicola are abundant in the European fauna. Species from both the Planariidae and Dendrocoelidae families are present. The two families from this suborder are differentiated by the arrangement of their pharyngeal muscle fibers. In the internal part of the pharynx, the circular and longitudinal muscle layers are distinct from one another in the first family and are interningled in the second one. The general anatomy of the copulatory apparatus and the morphology of its main components make possible the separation and classification of the genera. For most of them, the penis structure is the distinctive feature of the species.

I have focused my interest mainly on cavernicolous species; the fact that these forms have been collected from highly diversified biotopes strongly suggests an unrestricted colonization of subterranean waters by Paludicolous species. In the third part of this work I shall try to assess how some forms might be considered as characteristic species of distinct biotopes and whether it might be possible or not for the same species to occur in several hypogeous biotopes simultaneously.

I. — In Europe, seven genera of Planariidae are to be found; they include : *Dugesia, Plagnolia, Crenobia, Planaria, Polycelis, Phagocata, Atrioplanaria.* Only three of them are found in subterranean waters exclusively : *Plagnolia, Phagocata* (*Fonticola*) and *Atrioplanaria.*

The epigeous species are widely distributed and are common in most European rivers, springs and ponds, they include : *D. gonocephala, D. lugubris-polychroa, C. alpina, C. montenigrina, P. torva, P. felina, P. nigra, P. tenuis.*

An american form, *D. tigrina,* has been introduced into Europe and becomes more widely spread every year. In contrast, two species of *Phagocata* are restricted to Lake Ohrid and are to be considered as strictly endemic forms. As a whole and with a few exceptions (*Phagocata vitta* and *P. albissima*) hypogeous Planariidae are more narrowly distributed than the epigeous one. However as far as the genera are concerned, *Atrioplanaria* is to be considered as widely distributed in Europe, but occurring in disconnected areas; it also occurs in mediterranean islands. The species *A. notadena* is restricted to the region between La Tour-du-Pin and Strasbourg. *Plagnolia vandeli* is to be found in subterranean waters in the vicinity of the Ariège and the higher Garonne basins.

Dugesia absoloni on the one hand and *Polycelis benazzii* on the other hand are the only hypogeous species of these two cosmopolitan and widespread genera; but each of them has been collected only from a single cave.

Quantitative and qualitative results have shown that the Planariidae family is poorly distributed among the hypogeous aquatic fauna. Only fifteen species have been recorded as exclusive dwellers of subterranean waters.

II. — Five genera of Dendrocoelidae are to be found in Europe. Four of them have been recorded as inhabitants of the hypogeous system (*Dendrocoelum, Miodendrocoelum, Dendrocoelopsis* et *Rectocephala*). The fifth one (*Bdellocephala*) includes a single epigeous species which occurs sporadically in Europe, except the Mediterranean.

The highest diversity is found in the genus *Dendrocoelum* since it includes 64 species [1] out of the 73 which are included in the family. These 64 species are separated unevenly into eight subgenera

1. Including algerian species *D. vaillanti* also.

Source : MNHN, Paris

(see Index I). The genus *Miodendrocoelum* is monospecific and the holarctic genus *Rectocephala* includes one species that can be found only in Europe. One epigeous and five hypogeous species are classified into the genus *Dendrocoelopsis*. The epigeous species are the only ones to be widely distributed (*Dendrocoelum lacteum*, *Dendrocoelopsis spinosipenis*, *Bdellocephala punctata*). The pigmented and lake-dwelling species of *Neodendrocoelum* are to be considered as relict forms which are strictly restricted to Lake Ohrid or the Balkan area.

The hypogeous forms are narrowly distributed inside geographic areas. The most widely distributed species are the following :

Dendrocoelum collini which extends from Italy to Belgium, *D. cavaticum* from Northern Jura to Alb springs ; *D. mrazeki* which is scattered in Tchecoslovakia and Poland. Other species are restricted to even narrower limits, such as *D. regnardi* in subterranean waters from the vicinity of the city of Albi, *D. tuzetae* and *D. remyi*. Nevertheless most of the species have been collected from a single station or from localities very close to one another.

The biospeleological investigations, which were undertaken in Europe a few years ago, have resulted in the finding of a great number of new species, as expected, and also they provide many new data on the geonemy and biogeography of hypogeous Tricladida Paludicola.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

DONNÉES BIOLOGIQUES

SOMMAIRE

Pages

Chapitre I. — REPRODUCTION SEXUÉE

I. — L'appareil génital 94
1. Les testicules 94
2. Les ovaires 94
a) structure des ovaires 94
b) nombre des ovules 95
II. — L'accouplement 96
1. Mécanisme de la copulation 96
2. Étude histologique 97
3. Durée de la copulation 98
4. Période et rythme des copulations 98
III. — La ponte des cocons 99
1. Cocons de Triclades épigés 99
2. Cocons de Triclades hypogés 100
IV. — Les époques de pontes 104
1. Époques de pontes des espèces épigées 104
2. Influence des facteurs externes 104
3. Données acquises concernant les formes hypogées 105
4. Rythme et périodes de pontes des Paludicoles hypogés en élevage 106
5. Discussion 108
V. — Le développement et l'éclosion des cocons 108
1. Durée du développement embryonnaire 108
2. Pourcentage de fertilité des pontes 109
3. Nombre de jeunes par ponte 109
VI. — La croissance des Triclades hypogés 111
1. Taille des jeunes à l'éclosion 111
2. Durée du développement jusqu'au stade adulte 111
3. Longévité des Triclades hypogés 112
VII. — Conclusion 113

Source : MNHN, Paris

Chapitre II. — REPRODUCTION ASEXUÉE ET RÉGÉNÉRATION

I. — La reproduction asexuée 114
1. Résultats des observations d'élevages 114
2. Influence de la température 115
3. Discussion et conclusion 116
II. — La régénération 117
1. Introduction 117
2. Matériel et techniques 117
3. Résultats des amputations 118
4. Résultats histologiques 121
5. Discussion et conclusion 122

Chapitre III. — MÉTABOLISME RESPIRATOIRE

I. — Techniques 123
1. Méthode chimique 124
2. Méthode manométrique, microrespiromètre 124
3. Expression des résultats 124
II. — Historique 125
III. — Résultats expérimentaux, valeurs du métabolisme respiratoire 126
1. Métabolisme respiratoire de Triclades épigés : *Polycelis felina* et autres espèces 126
2. Métabolisme respiratoire de Triclades hypogés : *Plagnolia vandeli*, *Dendrocoelopsis* (*Amydendrium*) *chatoni* et autres espèces 127
3. Comparaison et discussion des résultats 130
a) Influence de la température 131
b) Influence de la méthode 131
c) Variations de l'intensité respiratoire en fonction du poids 131
d) Variations de l'intensité respiratoire en fonction du temps 133
e) Distribution des valeurs de l'intensité respiratoire 133
IV. — Action des facteurs externes sur le métabolisme respiratoire 135
1. Action de la température 135
2. Action de la lumière 136
3. Action d'une section ; intensité respiratoire de Triclades en régénération 136
V. — Conclusion 137
Résumé de la deuxième partie 138
Summary of the second part 140

Source : MNHN, Paris

La biologie des Triclades hypogés n'a été abordée que par les seules recherches de de Beauchamp (1932) qui, dans son travail de 1935 (*b*, p. 289), concluait de façon peu encourageante : « la biologie des troglobies témoigne d'une très faible fécondité et viabilité des embryons... et d'une période génitale qui devra être élucidée par des cultures à température constante ».

L'une des difficultés majeures pour l'étude des phénomènes biologiques réside dans le petit nombre d'individus récoltés en des stations uniques pour la majorité des espèces. Cet énorme handicap ne pourra être surmonté que par une meilleure connaissance des conditions de vie des espèces, permettant de déterminer les biotopes préférentiels, et par l'utilisation de nouvelles techniques offrant un accès immédiat à ces mêmes biotopes. J'ai essayé de résoudre partiellement ce double problème, comme il apparaît dans la troisième partie de ce travail.

C'est en effet sur les élevages que repose l'essentiel des données biologiques qui ont pu être rassemblées. Après en avoir déjà fourni les modalités (dans le chapitre traitant des techniques, p. 6), je vais en exposer les résultats.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

REPRODUCTION SEXUÉE

Il convient d'admettre que la grande majorité des Triclades Paludicoles hypogés se reproduit par ce processus pour deux raisons : les individus récoltés dans les eaux souterraines sont le plus souvent sexués (ce qui est indispensable pour leur identification) et, par ailleurs, ils appartiennent pour la plupart à la famille des Dendrocoelidae et présentent donc un faible pouvoir de régénération, ce qui semble exclure le mode de reproduction par scissiparité.

Des études traitant de cas particuliers, jointes à mes résultats personnels, permettent de définir le cycle biologique des Paludicoles épigés dont certains présentent une alternance des deux modes de reproduction, sexuée et asexuée. Ces données, base de référence pour l'étude de la biologie des espèces hypogées, autorisent la comparaison entre les différents types écologiques.

J'envisagerai successivement les phases essentielles du phénomène de la reproduction sexuée auxquelles il m'a été possible d'apporter quelques données précises.

I. — *L'APPAREIL GÉNITAL*

Chez les Triclades, animaux hermaphrodites dont la fécondation est réciproque et qui sont tous ovipares, les ovaires et les testicules apparaissent généralement simultanément et en premier lieu lors de la maturation ; le vitellogène atteindra son développement complet au moment de la ponte. Par ailleurs, l'appareil copulateur se constitue selon le processus défini par Vandel (1921 *b*, p. 456) ; son développement semble se trouver sous la dépendance des testicules.

Les organes génitaux des Triclades ont été décrits pour de multiples espèces et j'en ai rappelé les caractéristiques essentielles dans la première partie de ce travail.

1. *Les testicules*

Nombreux et dispersés sur toute la longueur de l'animal, ils sont entourés d'une membrane à épithélium très aplati ; les éléments les plus différenciés, spermatides et spermatozoïdes, se situent au centre, et les spermatocytes et spermatogonies à la périphérie (Planche II, 1).

2. *Les ovaires*

a) *structure des ovaires*

Curtis (1902, p. 545) décrit les ovaires de *Dugesia tigrina* (*D. maculata*) et Hyman (1925, p. 71) ceux de *D. dorotocephala*.

Les ovaires, toujours situés entre les premiers caecums digestifs, constituent deux masses arrondies, composées de nombreuses cellules. La taille de ces cellules diminue graduellement du centre, où les ovocytes en fin de prophase ou de métaphase sont plus ou moins isolés, vers la périphérie où sont situés les ovogonies et les ovocytes jeunes. Les ovules mûrs possèdent un important noyau ; ils sont dépourvus de vitellus.

Source : MNHN, Paris

De Beauchamp (1932, p. 300) a signalé une anomalie particulière à la souche de *Phagocata vitta* de Lanenveville chez laquelle les ovaires ont tendance à se multiplier ; on en compte quatre à cinq de chaque côté, les premiers en position normale et les autres échelonnés au-dessous et de taille décroissante. C'est la seule espèce hypogée chez laquelle à ma connaissance les ovaires, qui généralement conservent une très grande stabilité à l'intérieur du sous-ordre, montrent une irrégularité caractérisée par la multiplication des organes.

En revanche un phénomène inverse a été constaté pour diverses formes interstitielles chez lesquelles la réduction du nombre des ovaires aboutit, au stade ultime, à un seul ovaire impair (Delamare Deboutteville, 1960, p. 115). Cette manifestation d'une asymétrie des ovaires peut être liée, dans de nombreux cas, à l'allongement du corps de l'animal. Ainsi, pour *Bathynella chappuisi* Delachaux, Crustacé souterrain, les œufs avortent dans l'ovaire droit ; l'ovaire gauche est seul fonctionnel et chaque ponte fournit un unique œuf.

b) *nombre des ovules*

Pour l'ensemble des Paludicoles, la taille des ovaires diffère légèrement d'une espèce à l'autre, en fonction des dimensions de l'individu lui-même, mais il n'y a pas de différences notables liées aux

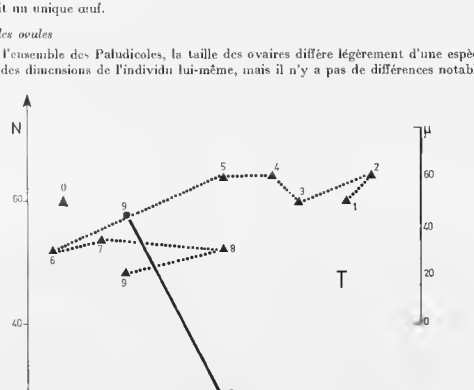


FIG. 22. — Nombre (N) et taille (Tμ) des ovules (observés en coupe sagittale médiane) en fonction de la taille de l'ovaire (longueur du grand axe) : 0. — *Dendrocoelopsis beauchampi* ; 1. — *Dendrocoelum reynardi* ; 2. — *D. luxetae* ; 3. — *D. lescherae* ; 4. — *Dendrocoelopsis chattoni* ; 5. — *Plagnolia vandeli* ; 6. — *Atrioplanaria racovitzai* ; 7. — *A. delamarei* ; 8. — *Phagocata vitta* ; 9. — *Polycelis felina*.

Source : MNHN, Paris

caractéristiques écologiques. Cependant le nombre et la taille des ovules subissent des variations qui semblent plus particulièrement nettes chez les formes souterraines. Chez celles-ci, les ovaires à maturité possèdent de gros ovules formant deux taches de couleur blanche, opaque, bien visibles sur le vivant en raison de la dépigmentation de l'animal. Dans certains cas, le nombre des cellules est remarquablement faible et leur taille supérieure à celle des ovules des formes épigées. *D.* (*Amyadenium*) *beauchampi* illustre parfaitement la tendance à la réduction du nombre d'ovules chez les formes hypogées (Planche II, 2). C'est le stade le plus caractéristique que j'ai pu observer jusqu'à présent chez les Tricladies : quatre gros ovules constituent l'ovaire de cette espèce hypogée, alors que celui de *D. dorotocephala*, d'après Hyman (*loc. cit.*), en renferme plus de quarante.

Sur les coupes histologiques dont je dispose, j'ai effectué une série de mesures de la taille maximale des ovules et du nombre de cellules situées dans le plan sagittal médian de l'organe de diverses espèces hypogées. Bien que les résultats soient insuffisants pour être statistiquement pris en considération, ils donnent un aperçu des positions dans l'échelle relative aux conditions de reproductium de quelques espèces (figure 22). L'espèce épigée *Polycelis felina* est prise comme élément de référence au niveau de la dispersion des points représentatifs des formes hypogées, points qui rendent compte de la faible quantité d'ovules constituant chacun des deux ovaires.

Ainsi, s'il n'apparaît pas de différences entre espèces épigées et hypogées en ce qui concerne la structure des organes génitaux, il n'en est pas de même pour le nombre des ovules contenus dans chaque ovaire. Celui-ci montre une nette diminution qui coïncide avec la réduction du nombre des œufs, manifestation très répandue dans le domaine souterrain (Vandel, 1964, p. 419).

II. — *L'ACCOUPLEMENT*

1. *Mécanisme de la copulation*

— Espèces épigées

Chez de nombreuses espèces épigées, von Baer (1827), Dugès (1828), puis Burr (1912), Vandel (1921 *b*) et de Beauchamp (1932, p. 239) ont décrit le mécanisme de la copulation entre deux individus ; Jenkins et Brown (1964) reprennent cette étude avec l'espèce *Dugesia dorotocephala* (Woolworth, 1897), très commune en Amérique du Nord. Ils multiplient le nombre des observations et photographient le comportement des Planaires pendant les différentes phases de l'accouplement. Yanagita (1964) précise ces mêmes phases pour *Polycelis sapporo*. Ball, Reynoldson et Warwick (1968) décrivent l'accouplement de *Planaria torva*, espèce européenne.

Les descriptions de tous ces auteurs concordent. Comme le résume Vandel (1921 *b*, p. 436) : « les deux individus sont placés ventre à ventre, l'un sur le dos, l'autre sur le ventre, et les têtes dirigées en sens inverse ; l'accouplement est réciproque ». C'est ce que confirment les planches photographiques de Jenkins et Brown, et les schémas de Burr ; toutefois, certaines variantes interviennent suivant les différents genres considérés.

— Espèces hypogées

Mes observations ont porté sur cinq espèces hypogées : *Dendrocoelopsis chultoni*, *Dendrocoelum regnardi*, *Plagnolia vandeli*, *Phagocata vitta* et *Atriuplanaria delamarei*.

Chez cette dernière espèce l'accouplement n'a jamais pu être observé ; je n'ai d'ailleurs pas trouvé non plus, dans les notes de de Beauchamp, la description de la copulation chez l'espèce proche *A. notadena*. Il conviendrait cependant de fixer deux individus *in copula*, pour rendre compte des modalités de l'accouplement, étant donnée la morphologie particulière de l'appareil copulateur de ce genre où le pénis présente un appendice interne, caractéristique, qui semble empêcher la formation d'un spermatophore. Ce spermatophore est déposé dans la bourse copulatrice du partenaire chez *P. torva* et chez les *Phagocata*.

Chez les quatre autres espèces hypogées, l'accouplement a pu être observé à de multiples reprises. Il correspond exactement à la description qu'en a donnée Burr pour *Dendrocoelum lacteum* : les deux

Source : MNHN, Paris

individus reposent sur le substratum toujours sur leur face ventrale, les parties postérieures, redressées à angle droit étant accolées. A ce niveau, l'on voit une nette dépression dorsale due à l'extension des pénis. Dans mes élevages, l'accouplement ventre à ventre avec enroulement des deux partenaires, comme chez les formes épigées, n'a pas été observé. Chez ces dernières, en effet, ce n'est que lors de la phase ultime de l'accouplement, lorsque les deux individus se séparent, qu'ils se trouvent dans la position habituelle des hypogées, parties postérieures accolées et têtes dirigées en sens inverse.

2. *Étude histologique*

Pour l'espèce *D. chattoni*, j'ai fixé par deux fois deux exemplaires *in copula*. Ceux-ci sont étroitement et solidement liés l'un à l'autre : il est aisé de les recueillir avec un pinceau et de les placer dans le fixateur, ce qui est impossible en revanche pour *P. vandeli*, car les deux Planaires se séparent toujours au moindre contact. Ce contraste peut trouver son explication dans la morphologie même du pénis, très petit et parenchymateux, de cette espèce chez laquelle l'abouchement des oviductes est réalisé à la fois dans le canal de la bourse et dans l'atrium mâle.

L'étude des coupes histologiques de *D. chattoni* permet l'interprétation du mécanisme, schématisé sur la figure 23. Celle-ci correspond à la reconstitution des appareils copulateurs de deux individus fixés pendant leur accouplement ; deux autres exemplaires de *D. chattoni* ont pu être photographiés sur le vivant (Planche II, 4). Lors de la copulation, le pénis de l'un des animaux pénètre dans la bourse

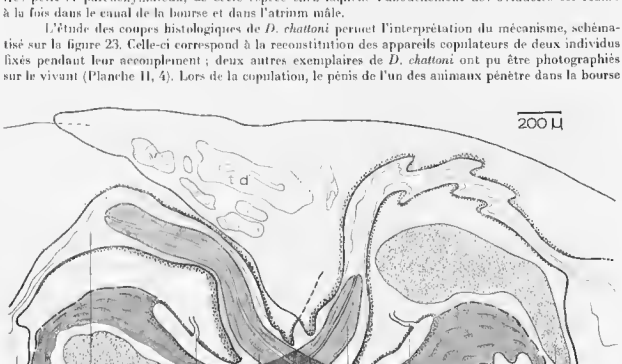


FIG. 23. — *Dendrocoelopsis* (*Amyadenium*) *chattoni*. Reconstitution des appareils copulateurs de deux individus fixés en copulation (d'après des coupes sagittales).

Source : MNHN, Paris

copulatrice du partenaire ; les deux pénis s'entrecroisent au niveau du pore génital puisque l'accouplement n'a pas lieu en position tête-bêche.

A l'observation des coupes effectuées sagittalement au travers des individus 1 et 2 pris comme exemple, les détails du processus peuvent être analysés. Le pénis de l'individu 2 s'est engagé profondément dans le canal de la bourse de l'individu 1. Ce canal, très distendu, ne présente plus l'anse hypertrophiée caractéristique de l'espèce. De même, chez l'individu 2, l'anse a également disparu, bien que le pénis 1 ne soit visible qu'au niveau de l'atrium commun ; toutefois, sans modifier le diamètre du canal, le pénis de l'individu 1 a refoulé, vers la bourse, la partie correspondante à l'anse qui présente un aspect très sinueux, en arrière de la bourse. L'épithélium du canal, à l'exception de la partie de faible diamètre située près de la bourse et de celle encombrée par la papille pénienne, est formé de hautes cellules papilleuses. Seuls les canaux déférents de l'individu 2 renferment des amas de spermatozoïdes ; au contraire l'individu 1, dont la vésicule séminale est pleine (Planche II, 3) semble avoir éjaculé un important amas de sperme à l'intérieur même du parenchyme, entre le canal de la bourse et le pénis (ceci n'est pas imputable ici aux contractions dues à la fixation ; j'ai pu l'observer à de multiples reprises chez d'autres formes). Cette dispersion du sperme peut expliquer le fait qu'un très grand nombre de copulations ne conduisent pas à la ponte de cocon, puisqu'elles sont imparfaites. Il est possible d'illustrer cette observation par un exemple : un mois après un accouplement, j'ai fixé l'un des deux partenaires. La bourse copulatrice est vide, son canal montre l'aspect classique de l'espèce, aucun changement n'apparaît au niveau des glandes génitales.

— A cette occasion toutefois il est intéressant de noter que la papille pénienne est complètement invaginée à l'intérieur de la vésicule séminale (Planche II, 6), ce qui donne au pénis une morphologie toute différente de celle qui s'observe chez un individu au repos.

Je ne saurais donc trop insister à nouveau sur le fait qu'il convient toujours d'être très prudent lors de l'établissement de la diagnose d'une espèce, puisque l'état physiologique entraîne d'importantes modifications au niveau de l'appareil copulateur.

3. *Durée de la copulation*

Chez les Triclades épigés, l'accouplement ne dépasse pas quelques minutes : il s'accomplit en sept minutes chez *D. dorotocephala*.

Chez d'autres Turbellariés, l'on a relevé des durées de 40 à 60 minutes pour les Acoeles, une heure et plus chez les Polyclades.

Au contraire, maintes observations permettent de considérer que la durée de l'accouplement est beaucoup plus longue chez les Triclades hypogés ; elle est de l'ordre de 24 heures chez *D.* (*Amyadenium*) *chattoni* et toujours supérieure à plusieurs heures chez les autres espèces souterraines.

4. *Période et rythme des copulations*

Chez l'espèce épigée *P. felina*, pas plus que Vaudel, je n'ai pu observer de période d'accouplement, que ce soit en élevage ou dans la nature. En général, selon les données de Burr, les Triclades s'accouplent principalement la nuit, à l'aube, ou au crépuscule. Mais pas davantage que Jenkins et Brown, je n'ai pu mettre en évidence le fait qu'une lumière faible les incitait à la copulation.

Chez les espèces hypogées l'accouplement s'observe au cours de journée dans les élevages qui, il est vrai, sont effectués à l'obscurité ; toutefois, l'apport d'une lumière peu violente n'entraîne aucune modification du phénomène. Une lumière vive, au contraire, est responsable de la séparation des partenaires chez *Plagnolia vandeli*. Aucune période préférentielle ne peut être mise en évidence pour *P.* (*Fonticola*) *vitta*, *D.* (*Amyadenium*) *chattoni* et *P. vandeli* dont j'ai pu observer l'accouplement à différentes périodes de l'année, indépendamment des saisons. La date de ces copulations relevée pour chaque élevage est consignée sur les figures 24, 25 et 26.

Il n'est pas rare que des individus s'accouplent plusieurs fois, à brefs intervalles. Ainsi, dans un élevage de *D. chattoni*, j'ai isolé le 17 février 1966 deux individus en copulation. De nouveaux accou-

Source : MNHN, Paris

plements avaient lieu les 17 mars, 20 avril, 15 mai, et 9 juin de la même année ; cependant ces deux animaux, n'ont jamais pondu de cocon. Mais il est certain toutefois que les rythmes de copulations doivent être plus accélérés que ne l'indiquent mes observations, qui n'ont pas toujours été quotidiennes.

En résumé, l'accouplement des Triclades hypogés rappelle parfaitement celui du Dendrocoele épigé, *D. lacteum* ; le mécanisme est identique, les copulations s'observent indépendamment de la période considérée tout au long de l'année ; mais la durée de la copulation est supérieure à celle des formes épigées.

III. — *LA PONTE DES COCONS*

— La formation du cocon, bien étudiée chez les espèces épigées, s'effectue dans l'atrium où sont réunis les œufs fécondés, accompagnés de très nombreuses cellules vitellines ; celles-ci au nombre de 10 000 environ se disposent autour de l'embryon par des mouvements amoeboïdes. Le cocon expulsé présente une membrane blanche, qui brunit rapidement après son émission dans l'eau.

— La taille des cocons est fonction de celle de l'espèce.

1. *Cocons de Triclades épigés*

Dans le tableau 2 sont consignés les résultats concernant quelques espèces banales, ainsi que *Dendrocoelum album* et *D. romanodanubialis* qui ont été tout particulièrement étudiés.

TABLEAU 2. — *Reproduction sexuée chez quelques espèces de Triclades.*

Espèces	Longueur du grand axe du cocon (en mm)	Cocons fixés	Durée du développement embryonnaire	Nombre de jeunes éclos par cocon	Auteurs de référence
Dugesia gonocephala...	1 à 2,5	Pédonculé	2 à 4 semaines (12° à 15°)		
D. lugubris-polychroa...	1,5	Pédonculé	10 à 20 jours	4 à 6	Hallez, 1887
D. dorotocephala.....		Pédonculé	3 à 4 semaines (à 18°5)	14 à 20	Jenkins et Brown, 1964
Planaria torva.....	0,5 à 1,5	Sessile	2 à 5 semaines	2 à 17	Mattiesen, 1904 ; Ball, Reynoldson, Warwick, 1969
Crenobia alpina.....	2	Sessile	10 semaines	7 à 30	Bohming, 1909 ; Vandel, 1921
P. nigra et *P. tenuis* ...	0,5 à 1,5	Sessile	24 à 28 jours (à 18°)		Le Moigne, 1963
Polycelis felina.....	0,5 à 2	Sessile	5 à 10 semaines	5 à 6	Vandel, 1921
Dendrocoelum lacteum..	2-3 à 4	Sessile	2 à 5 semaines max. (à 4°)	20 à 40	Hallez, 1887
D. romanodanubialis...	1 à 1,4	Sessile	1 mois et plus (à 12°)	3 à 9 2 à 8	Codreanu, 1949, p. 285 Codreanu, 1950, p. 636
D. album.....	3 à 3,2	Sessile	3 mois (à 8°)	7 (1 à 19)	Beauchamp, 1925 ; Stéphan-Dubois et Samsel, 1962

Source : MNHN, Paris

A l'exception du cocon de *D. lacteum* qui est libre, tous les cocons pondus, de couleur brune, sont fixés au substratum par une sécrétion des glandes voisines du pore génital qui forme un pédoncule dans le genre *Dugesia*. Les cocons sont généralement de forme ellipsoïdale ; la taille du grand axe varie de 0,5 à 4 mm selon les espèces considérées.

2. *Cocons de Triclades hypogés*

Il résulte des travaux de de Beauchamp que *Dendrocoelum collini* dépose des cocons sphériques de 1,5 à 2 mm de diamètre, peu colorés. *D. remyi* pond des cocons libres, sub-sphériques de 1,3 mm de diamètre.

Parmi les Triclades que j'ai élevés, seule l'espèce *Plagnolia vandeli* n'a jamais fourni de pontes. Il n'a pas non plus été possible de mettre en évidence les cocons de cette espèce lors des récoltes en grotte ou dans les sous-écoulements de ruisseaux, bien que j'aie toujours trié à la loupe les sédiments remontés lors des pompages et prospecté méticuleusement les différents biotopes accessibles.

En revanche, les autres espèces hypogées ont fourni quelques résultats. *Atrioplanaria delamarei* dépose des cocons très peu pigmentés de couleur beige à miel clair, permettant de suivre aisément le développement des embryons par transparence à travers l'enveloppe muqueuse. Ces cocons sont pondus librement parmi les débris végétaux et les sécrétions de mucus et ne sont jamais fixés au substratum (la non fixation du cocon peut être considérée comme un caractère dégénératif). Ils sont ellipsoïdaux et de petite taille ; celle-ci toutefois peut varier en fonction de la taille des adultes. Les plus petits cocons mesurent 0,55 mm de grand axe ; les plus grands, pondus par des individus maintenus en élevage pendant trois années, atteignent 1 mm de grand axe et 0,7 mm de petit axe. Les cocons obtenus de février à mai 1966, par exemple, étaient au nombre de 68 ; la moyenne calculée de la longueur du grand axe est de 0,72 mm. Le détail pour les pontes fertiles obtenues de février à mai est reporté dans le tableau 3.

Chez *P. vitta* les cocons sont toujours fixés au substratum par une goutte de sécrétion, mais sans pédoncule. Leur taille est supérieure à celle des cocons d'*Atrioplanaria* : 1 à 1,2 mm de grand axe en moyenne. Ils sont également ellipsoïdaux et leur pigmentation est faible. Le détail des pontes fertiles est donné par les tableaux 3 et 4.

Chez *Dendrocoelopsis chattoni*, trois cocons seulement ont pu être observés ; un a été récolté dans la grotte de l'Église à Bas-Nistos et les deux autres obtenus en élevage. Sphériques et plus pigmentés que les précédents, ils mesurent 3 mm de diamètre et sont en général fixés lors de la ponte sur le bord du cristallisoir ou sous une pierre.

Chez *Dendrocoelum regnardi*, les pontes semblent relativement fréquentes car j'ai pu en obtenir malgré le petit nombre d'animaux élevés ; les cocons fixés aux parois des cristallisoirs d'élevage, sont semblables à ceux de *D. chattoni* ; leur taille varie de 2,5 mm à 3 mm ; ils sont de couleur brune.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3. — *Reproduction sexuée chez* Atrioplanaria delamarei.

Ponte	Taille des cocons (en mm)	Durée développement embryonnaire (en mois)	Nb. jeunes éclos par ponte	Taille des jeunes (en mm)
1	0,75 × 0,70	2 ½	3	1,8 à 2 × 0,2
2	0,70 × 0,60	2 ½	2	2 × 0,3
3	0,60 × 0,55	2 ½	1	3 × 0,3
4	0,85 × 0,80	4	1	4 × 0,4
5	0,70 × 0,60	3	3	0,5 à 4,5
6	0,80 × 0,75	3	2	1,5 et 4
7	0,55 × 0,50	3 ½	3	2 à 3 × 0,2
8	0,55 × 0,55	4	3	2 à 2,5
9	0,70 × 0,65	6	1	3 × 0,2
10	0,65 × 0,55	3	3	2 × 02,
11	0,75 × 0,60	3	3	2,5 à 3
12	0,80 × 0,80	2 ½	4	2 à 3
13	0,90 × 0,90	2 ½	2	3 et 3,5 × 0,2
14	0,80 × 0,80	3	4	2 à 2,5
15	0,80 × 0,75	3	3	2 × 0,2 à 0,3
16	0,75 × 0,70	3	3	1,5 à 3
17	0,70 × 0,70	2 ½	3	2 à 2,5
18	0,70 × 0,70	2 ½	3	2 à 2,5
19	0,70 × 0,55	4	3	1,5 à 3
20	0,75 × 0,70	3 ½	2	2 et 3,5
21	0,75 × 0,75	3 ½	3	1,2 à 1,5 × 0,2
22	0,90 × 0,90	3 ½	1	4 × 0,3
23	0,80 × 0,75	4	2	2 et 3,5
24	0,70 × 0,60	4	2	2,5 et 3
25	0,80 × 0,80	3 ½	2	1,5 et 3
26	0,90 × 0,90	3 ½	2	2,5 × 0,2
27	0,70 × 0,65	3 ½	1	3 × 0,5
28	0,85 × 0,85	3	1	2,5 × 0,5
29	0,75 × 0,65	4	2	2,5 × 0,3
30	0,75 × 0,60	3 ½	2	2 et 3
31	0,70 × 0,65	4	2	2,5 × 0,3
32	0,70 × 0,65	3 ½	2	1,5 et 2
33	0,55 × 0,50	3 ½	2	2 × 0,2
34	0,80 × 0,70	3 ½	2	1,5 et 2,5
35	0,55 × 0,50	3 ½	3	2 à 3
36	0,70 × 0,55	3	2	2,5 et 3 × 0,2
37	0,80 × 0,70	3 ½	4	1 à 3 × 0,2
38	0,65 × 0,60	3	2	2,5 × 0,2
39	0,90 × 0,90	3 ½	1	3,5 × 0,3
40	0,80 × 0,70	3	4	1,5 à 2 × 0,2
41	0,85 × 0,85	3	2	2 et 3
42	0,70 × 0,65	3	2	1,5 et 3
43	0,75 × 0,70	3 ½	2	2,5 × 0,2
Moyenne arithmétique	0,74 × 0,68	3 ⩽ X ⩽ 3 ½	2	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — *Reproduction sexuée chez* Phagocata vitta.

Ponte	Taille des cocons (en mm)	Durée développement embryonnaire (en mois)	Nb. jeunes éclos par ponte	Taille des jeunes (en mm)
Souche Abères ; température 9°C				
1	1,20 × 0,80	4	8	1 à 2
2	1,20 × 0,90	3 ½	8	1 à 2
3	1,35 × 1	3 ½	1	3 × 0,5
4	1,40 × 1	3 ½	8	0,7 à 2 × 0,4
5	1,95 × 1,10	3	8	1 à 2 × 0,3
6	1,50 × 1	3	8	1 à 2 × 0,3
7	1,20 × 0,80	4	6	2 à 2,5 × 0,4
8	1,30 × 1,10	2	6	2 à 2,5 × 0,4
9	1,20 × 0,95	3 ½	8	0,7 à 1 × 0,3
10	1,20 × 0,95	3	4	2,5 × 0,5
11	1,35 × 1,10	3	7	1 à 2 × 0,4
12	1,20 × 1	2	5	2 à 3,5 × 0,4
13	1,20 × 0,95	2 ½	5	2 à 3,5 × 0,4
14	1 × 0,75	2	3	2 à 3,5 × 0,4
15	1,20 × 1	2	8	1 à 1,3 × 0,3
Moyenne arithmétique	1,30 × 0,95	2 ½ ⩽ X ⩽ 3	6	
Souche Callong ; température 9°C.				
1	1,30 × 1,20	5	5	1,2 à 2,5 × 0,5
2	1,20 × 1,10	5 ½	6	1 à 3 × 0,6
3	1,20 × 1,20	4	7	1,3 à 2 × 0,4
4	1,60 × 1,40	4	7	1,3 à 2 × 0,4
5	1,20 × 1,15	4 ½	5	2 à 3
6	1,20 × 1,20	6 ½	1	4,5 × 1,2
7	1,20 × 1,20	4 ½	5	1,7 à 2,5
Moyenne arithmétique	1,27 × 1,20	4 ½ ⩽ X ⩽ 5	5	

La formation et la ponte des cocons sont donc semblables chez les espèces épigées et hypogées. Chez ces dernières toutefois la membrane qui enveloppe le cocon est peu pigmentée. Très transparente chez *A. delamarei*, elle atteint son maximum de pigmentation chez *D. regnardi*. Mais, même alors, la pigmentation demeure moins forte que celle des cocons des formes épigées. La taille ne subit aucune modification en relation avec les conditions écologiques. Le nombre d'œufs varie de deux à trois à une quarantaine selon les espèces, les espèces hypogées en comportant le nombre le plus faible.

Source : MNHN, Paris

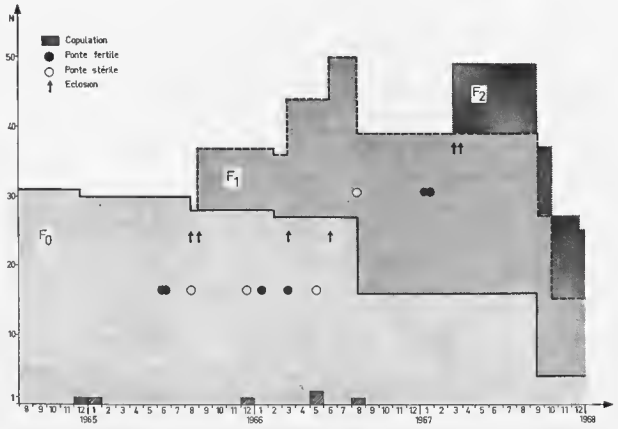


FIG. 24. — *Phagocata vitta* (Abères) ; évolution d'un élevage de 34 individus placés à 9°C (F_1 = première génération ; F_2 = seconde génération).

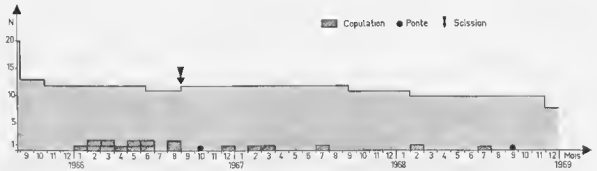


FIG. 25. — *D. (Amyadenium) chattoni* ; évolution d'un élevage de 20 individus placés à 9°C.

Source : MNHN, Paris

IV. — *LES ÉPOQUES DE PONTES*

1. *Époques de pontes des espèces épigées*

Le tableau 5 récapitule quelques données concernant la reproduction sexuée d'espèces en majorité épigées. Selon les espèces envisagées, l'époque de ponte ne se situe pas à la même période. Il semblerait donc ne pas exister de réponse conchante à la question posée par Vandel (1921 *b*, p. 437) « La ponte a-t-elle lieu toute l'année ou ne se produit-elle qu'à certaines époques déterminées ? »

Chaque individu possède un cycle biologique qui lui est propre mais, au niveau de l'espèce se dégage un cycle de reproduction caractéristique de l'ensemble. Ainsi, le groupe *Dugesia lugubris-polychroa* ne dépose pas de cocons en fin d'été et début d'automne, contrairement à *Planaria torva* ; de nombreuses espèces se reproduisent toute l'année, bien que leurs pontes soient plus abondantes à certaines périodes.

D'après Jenkins et Brown (1963) la ponte ne suit pas un cycle saisonnier chez *D. dorotocephala*, mais dépend de l'âge de l'animal, ce qui a été étudié par Balazs et Burg (1962) pour *D. lugubris* en élevage. Dans la nature il m'a été fréquemment donné de récolter en une même station des exemplaires asexués, scissipares, en même temps que des pontes, pour *P. felina*.

Tableau 5. — *Époques de pontes de quelques Triclades.*

Espèces	Reprod. asexuée existe	Époques de pontes J F M A M J J A S O N D	Tempér. optimale	Auteurs de référence
Dugesia gonocephala....	+	toute l'année et + + +	15°C	Abeloos, 1929
D. lugubris-polychroa...		+ + + + + + + + +	10-18°C	Vandel, 1921
D. dorotocephala.....	+	toute l'année	—	Jenkins et Brown, 1963
Planaria torva.....		+ + + + +	—	Ball, Reynoldson, Warwick, 1969
Crenobia alpina.....	+	+ + + et toute l'année +	6°C	obs. personnelle
P. nigra.....		+ + + + toute l'année	14-16°C	Le Moigne, 1963
Polycelis felina.....	+	toute l'année	10-11°C	obs. personnelle
Dendrocoelum lacteum...		+ + + + + et toute l'année +	15-17°C	Hallez, 1887
D. romano danubialis..		+	13°C	Codreanu, 1949
D. album.....		+ + +	10-12°C	de Beauchamp, 1932

2. *Influence des facteurs externes*

A la suite des travaux de Stoppenbrink (1905), Abeloos a étudié les facteurs déterminant la ponte des cocons qui, chez *D. gonocephala*, ... « n'est pas nécessairement liée à une saison déterminée. Elle ne dépend pas non plus d'un rythme interne annuel. Elle se produit toujours à la fin d'une période de croissance et semble déterminée par l'équilibre physiologique qui en résulte, le déclenchement de la ponte est nettement favorisé par l'inanition qui se présente comme un facteur adjuvant (1929),

Source : MNHN, Paris

p. 296)», ... « l'élévation de température semble déterminer la ponte, en même temps que la diminution de poids » (1930, p. 43).

La ponte n'est inhibée que temporairement par une nourriture abondante et c'est pourquoi, étudiant l'influence de la nutrition sur la ponte des espèces *Polycelis nigra* et *Dugesia lugubris*, Dubois (1946 *b*, p. 884) conclut au contraire : « Dans le cadre du rythme annuel de ponte, le facteur externe de l'alimentation joue au rôle très important. L'inanition prolongée provoque un arrêt de la ponte : pour entretenir celle-ci, une nutrition régulière est indispensable, mais elle doit être intermittente... » C'est en me basant sur ces résultats que j'ai entretenu mes élevages, nourrissant les Triclades hypogés une fois à deux fois par mois, les épigés tous les six jours.

Par ailleurs, l'action d'une température constante sur la production des cocons et le cycle biologique est incontestable ; elle a été étudiée par Reynoldson, Young et Taylor (1965) pour quatre espèces épigées, en tant que responsable de la distribution géographique de ces Triclades.

3. *Données acquises concernant les formes hypogées*

De Beauchamp a publié les résultats qu'a pu lui procurer l'observation de ses élevages de Triclades obscuricoles ; les divers éléments sont schématisés dans le tableau 6.

TABLEAU 6. — *Époques de pontes de Triclades, d'après les données de P. de Beauchamp.*

Espèces	Provenance	Époques de pontes												Température
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Phagocata (*Fonticola*) *bosniaca*....	Sarajevo				+	+	+	+						11-12°C
P. albissima.....	St-Nicolas-de-Port				+	+	+							10°C
P. vitta.....	Strasbourg	+	+	+			+							⩾ 13°C
	Concarneau				+	+	+	+					+	
	Banyuls					+								
Atrioplanaria notadena.....	Tresserve et Neuhof		+	+						+	+			
Dendrocoelum collini.....	Champagne				+	+	+		+	+	+	+		
D. remyi.....	Servance				+	+	+							
D. album.....	Illbecken	+	+										+	⩽ 12°C
D. lacteum.....	Illbecken	+	+	+	+								+	

Ces données sont trop fragmentaires pour que l'on puisse en tirer une loi générale ; mais ce sont les seules dont il est possible de disposer. D'après cet auteur, *A. notadena* est une espèce hypogée chez laquelle les pontes sont abondantes et les éclosions faciles ; trois générations ont pu être suivies. Ces *Atrioplanaria* présentent une reproduction asexuée qui peut exister seule, chez les individus placés à des températures élevées. Chez l'espèce de Sardaigne, Benazzi (1942 *b*) a obtenu quelques rares pontes stériles (un seul cocon a éclos, libérant un jeune).

Source : MNHN, Paris

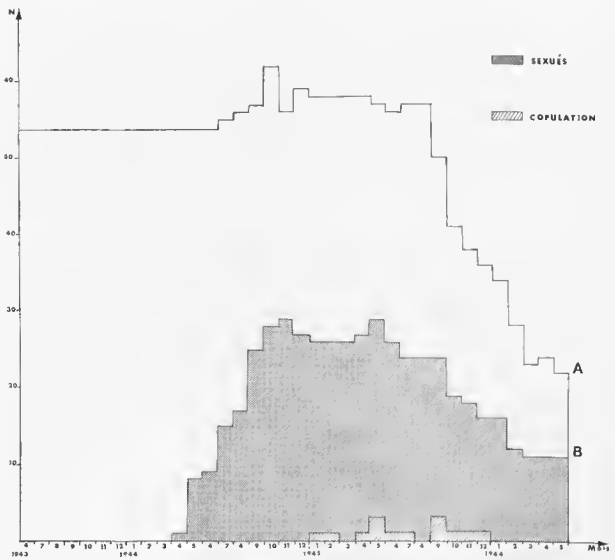


FIG. 26. — *Plagnolia vandeli* ; évolution d'un élevage de 54 individus placés dans la grotte laboratoire à 11,5°C.

4. *Rythme et périodes de pontes des Paludicoles hypogés en élevage*

Il est intéressant de noter que l'*effet de groupe* semble important pour déclencher la ponte des Trielades. Je n'ai jamais obtenu de cocons pondus par des individus isolés par couple après la copulation, mais uniquement dans des bacs d'élevages renfermant un minimum d'une dizaine d'individus. De ce fait, il n'est pas possible de noter le rythme de ponte d'une Planaire hypogée ; cependant celui-ci doit être très faible, si l'on en juge d'après le nombre de cocons déposés, comparé au total des individus en élevage. De Beauchamp a obtenu cinq cocons à partir de deux *D. collini* ; nous sommes loin d'atteindre le nombre enregistré pour les formes épigées (jusqu'à 60 cocons pondus au cours de la vie d'un individu). Le nombre de cocons pondus par les Trielades hypogés est variable en effet selon les espèces considérées (tableau 7).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 7. — *Nombre de pontes déposées en fonction de l'époque considérée.*

Espèces	Provenance	Nb. individus	Époques de pontes												Total Nb. cocons
			Année	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
A. delamarei....	Durban	400	1966	7	11	29	16	5								192
	»		1967		4	22	38	11	3							
	»		1968		2	17	22	5								
P. vitta	Abères	200	1966	5		2		2	6		1	1	1		2	20
	Callong	30	1968		1		2		2	2	3	1				11
D. chattoni	Nistos	85	1965								1		1			3
			1968									1				
D. regnardi	Cabéou	7	1968	1	1			1								3

Chez *Atrioplanaria delamarei*, une récolte effectuée en juin 1965 a permis d'obtenir, au cours des années suivantes, d'abondantes pontes. Celles-ci, dans les élevages placés à 8-9°C, ont commencé à se produire à la fin du mois de janvier 1966 et se sont poursuivies régulièrement jusqu'au 20 mai ; ensuite, elles se sont interrompues comme l'indique la figure 27 pour ne reprendre qu'en février 1967, s'interrompre en avril, et ainsi de suite, de façon régulière. Il semblerait donc exister un cycle annuel chez cette espèce, les pontes ayant lieu surtout à la fin de l'hiver. Ce phénomène s'observe également pour les individus élevés dans les caves du laboratoire ; toutefois, il est à noter alors un léger retard à la ponte, qui ne débute que fin mars pour s'achever fin avril, et un plus faible nombre de cocons déposés. Mais *A. delamarei* est la seule espèce chez laquelle un cycle saisonnier annuel ait pu être mis en évidence.

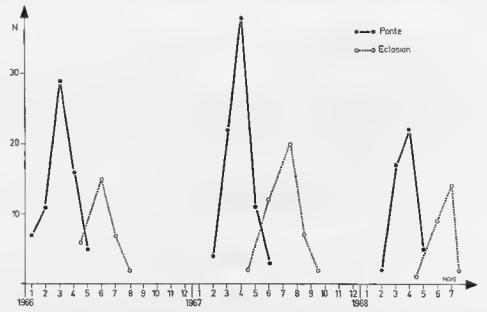


FIG. 27. — Nombre N de pontes et d'éclosions obtenues sur trois ans à partir d'un élevage de 400 *Atrioplanaria delamarei*.

Source : MNHN, Paris

Au contraire, les deux souches sexuées de *P. vitta* que j'ai élevées ont pondu tout au long de l'année ; mes données rejoignent donc parfaitement celles de Carpenter (1928, p. 105).

Dendrocoelopsis chattoni a fourni deux pontes en élevage : l'une en octobre 1966, l'autre en septembre 1968 ; un troisième cocon avait été récolté dans la grotte de l'Église le 24.08.1965.

Chez *Dendrocoelum regnardi* deux cocons ont été déposés les 31.01.1968 et 5.02.1968 par des individus mis en élevage le 3 janvier précédent ; le troisième cocon a été pondu le 17.04.1968. Aucun cocon n'a été récolté dans la nature.

5. *Discussion*

L'influence des facteurs externes dans le cas des formes hypogées est très peu sensible ; l'alimentation est en général suffisante et les faibles variations de la température représentent un fait tangible lié aux eaux souterraines. Cependant, les observations dans la nature, comme je l'exposerai dans la troisième partie de ce travail, ne permettent pas d'apporter de conclusions à la question de la périodicité des pontes. Les seules données résultent des élevages. Toutefois, il n'est pas exclu que des conditions d'élevage, même les plus favorables, n'entraînent des modifications au niveau du cycle que peut présenter l'animal dans son milieu naturel souterrain. Chez les espèces épigées il est vrai, Dubois (1946*a*) a montré que le cycle annuel s'observe toujours, et même en élevage, chez les espèces qu'il caractérise.

Il est donc possible de considérer que l'espèce hypogée *A. delamarei* possède un cycle biologique saisonnier, contrairement à *P. vitta*.

Le problème de la périodicité dans la reproduction des animaux souterrains a été soulevé à maintes reprises et nous retrouverons, dans la littérature traitant de divers groupes zoologiques, un ensemble d'éléments les uns confirmant (Ginet, 1960 ; Dussart, Graf, Husain, 1966), les autres infirmant (Deleurance-Glaçon, 1963), l'existence d'un cycle biologique saisonnier chez les formes hypogées. En raison de ces données contradictoires, il est normal de conclure qu'en ce qui concerne ces formes « certains groupes ou certaines espèces sont caractérisés par la présence d'un cycle de reproduction saisonnière, d'autres par l'absence de ce cycle ». Lorsque ce cycle existe, « ... il est atténué par rapport à celui des formes de surface. En revanche, toutes les formes souterraines sont remarquables par leur rythme de ponte très ralenti par rapport à celui des formes épigées » (Rouch, 1968, p. 118).

V. — *LE DÉVELOPPEMENT ET L'ÉCLOSION DES COCONS*

On n'observe point, semble-t-il, de différences notables dans les manifestations du développement des œufs des divers genres de Paludicoles épigés. La formation de l'embryon, à partir de blastomères noyés dans les cellules vitellines, est caractéristique de ce groupe riche en vitellogènes. Les jeunes, lors de l'ouverture de la capsule, cessent de se nourrir aux dépens du vitellus pour s'alimenter normalement. Chez quelques espèces les yeux n'apparaissent qu'après un certain laps de temps comme j'ai pu l'observer chez *P. vitta*, par exemple.

Le développement embryonnaire des Paludicoles hypogés ne semble pas différent de celui décrit dans de nombreux travaux pour les espèces épigées (Le Moigne, 1963). La durée du développement embryonnaire est au minimum deux fois plus longue chez les espèces hypogées que chez les formes épigées.

1. *Durée du développement embryonnaire*

Le tableau 2 donne la valeur de celle-ci chez quelques espèces épigées ; elle varie de deux à dix semaines pour des températures de 4 à 18°C. Selon de Beauchamp, pour les espèces hypogées, l'intervalle de temps qui sépare la ponte de l'éclosion du cocon est de quarante jours minimum pour *A. rotadena*, de deux mois et demi à trois mois pour *D. collini*.

Source : MNHN, Paris

De la même façon, j'ai noté des différences importantes dans le temps requis pour l'éclosion des cocons des espèces hypogées envisagées.

Un cocon d'*Atrioplanaria delamarei* peut éclore en deux mois s'il est conservé à la température de 12-13°C. Son éclosion varie de deux mois et demi à quatre mois à 8-9°C (tableau 3) comme l'indique la figure 28, 1, qui donne le pourcentage de cocons éclos entre deux mois et demi et six mois (eaux extrêmes). J'ai constaté que le développement des pontes de février et mars paraît plus rapide que celui des cocons déposés par la suite ; en effet, la moyenne arithmétique calculée est comprise entre trois mois et trois mois et demi.

Dans le cas de *Phagocata vitta* (figure 28, 2), l'éclosion a lieu deux à quatre mois après la ponte, chez les individus provenant de la galerie de mines des Abères (la moyenne arithmétique calculée est comprise entre deux mois et demi et trois mois) ; le temps requis pour ceux provenant de la source de Callong est nettement supérieur (moyenne arithmétique voisine de cinq mois).

Enfin les deux pontes de *D. regnardi* ont éclos après trois mois (17.04.1968 au 18.07.1968) et cinq mois (5.02.1968 au 31.07.1968) de maintien en élevage.

Il apparaît donc que la durée du développement embryonnaire est plus longue chez les Planaires hypogées que chez les épigées.

2. *Pourcentage de fertilité des pontes*

La stérilité des pontes n'est pas un phénomène lié aux conditions d'élevage puisqu'elle s'observe dans la nature chez les espèces épigées où les pourcentages de pontes stériles recueillies varient de 20 à 60 % en période favorable (Young et Reynoldson, 1966).

Quarante cocons de *P. vitta* (souche de Strasbourg) n'ont fourni à de Beauchamp (1935 *a*) que huit jeunes, ce qui dénote une fertilité très faible ; selon ce même auteur, les individus d'autre provenance ont tous donné des pontes stériles. Il n'en est toutefois pas de même dans mes élevages : les vingt cocons pondus par la souche des Abères ont éclos dans une proportion de 75 %. Les onze pontes de la souche de Callong ont également atteint le même pourcentage de fertilité puisque sept cocons ont éclos.

Cinq individus récoltés par pompage dans l'interstitiel du sous-écoulement de l'Aude (en amont de Quillan), le 5 octobre 1968, ont pondu deux cocons (les 23.04 et 20.05.1969), fertiles, qui ont éclos les 7 et 24.09.1969, libérant neuf jeunes.

Chez *A. delamarei* les pontes, plus nombreuses, présentent un degré de fertilité moindre puisqu'il atteint en moyenne moins de 50 %. Les conditions observées dans l'élevage réalisé à partir de la récolte de juin 1965 sont reportées sur la figure 27 ; celle-ci fournit également les données relatives au nombre et à l'époque d'éclosion des cocons.

Deux seulement des trois pontes déposées par *D. regnardi* se sont développées.

La fertilité des pontes des espèces hypogées est donc très variable selon l'espèce considérée ; alors qu'elle atteint 75 à 100 % chez *P. vitta*, elle est nulle pour *D. chattoni*. En conséquence, la conclusion de de Beauchamp ne s'applique pas à l'ensemble des Triclades hypogés.

3. *Nombre de jeunes par ponte*

Chez les espèces épigées, le nombre de jeunes par ponte peut varier, selon les espèces et les individus (en fonction de l'alimentation qui conditionne le nombre d'œufs), de un à quarante.

Selon les observations de de Beauchamp le nombre de jeunes issus d'un cocon de *D. collini* varie de trois à cinq, celui fourni par *D. remyi* est égal à un (pour une seule éclosion). Il ne lui a pas été possible d'apporter de données valables pour *P. vitta*.

Mes résultats diffèrent suivant les espèces auxquelles l'on s'adresse :

— Le nombre de jeunes issus de cocons d'*A. delamarei* est faible, de un à quatre. Ainsi, les 30 éclosions de 1966 libèrent 70 jeunes, les 43 éclosions de l'année suivante en fournissent 100 (tableau 3), soit une moyenne arithmétique calculée de deux jeunes par cocon.

Source : MNHN, Paris

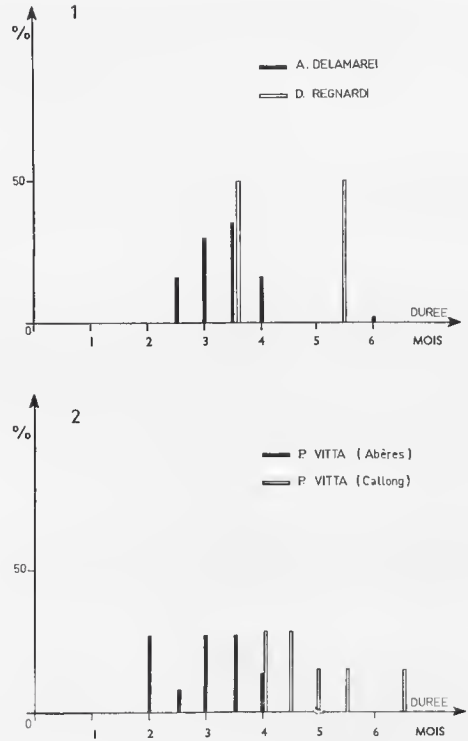


FIG. 28. — Nombre total (traduit en %) d'individus présentant une durée du développement embryonnaire comprise entre deux mois et six mois et demi.

Source : MNHN, Paris

— Le nombre de jeunes est supérieur dans le cas de *P. vitta*, il varie de un à huit. Les quinze pontes de la souche des Abères ont fourni 93 jeunes et les sept provenant de Callong 36 jeunes (tableau 4), ce qui, en moyenne arithmétique, donne un nombre de six pour les premiers et de cinq pour les seconds.

— Enfin les cocons de *D. regnardi* renferment chacun deux jeunes.

Si le nombre de jeunes obtenus lors de l'éclosion des cocons de Triclades épigés ou hypogés est comparable pour les valeurs minimales, il n'en est pas de même en ce qui concerne les maxima relevés qui ne dépassent pas le chiffre de huit pour *P. vitta*, quatre pour *A. delamarei* et deux pour *D. regnardi*.

VI. — *LA CROISSANCE DES TRICLADES HYPOGÉS*

1. *Taille des jeunes à l'éclosion*

Les jeunes Planaires épigées mesurent 1 à 2 mm de longueur. Chez les formes hypogées, la taille des jeunes à l'éclosion est très variable ; elle dépend en général du nombre de jeunes renfermés dans chaque cocon, les deux données étant inversement proportionnelles. Selon de Beauchamp, les jeunes de *D. collini* atteignent 5 mm de longueur à la naissance.

Dans mes élevages, un jeune de *P. vitta* provenant de Callong, unique dans son cocon, mesure 4,5 × 1,2 mm ; lorsque le cocon libère cinq animaux ceux-ci n'atteignent que 1,2 mm de longueur.

La taille des jeunes *Atrioplanaria* et *Phagocata* éclos est consignée dans les tableaux 3 et 4. Les valeurs minimales et maximales varient de 0,5 à 4,5 mm en longueur et 0,2 à 0,5 mm en largeur. Les quatre jeunes de *D. regnardi* mesuraient 3 à 4,5 × 0,9 mm.

Je conclurai en reconnaissant que la taille des jeunes hypogés semble un peu plus grande que celle des jeunes d'espèces épigées présentant un poids comparable au stade adulte.

2. *Durée du développement jusqu'au stade adulte*

Le jeune Triclade épigé, dans des conditions normales, s'accroît rapidement. Abeloos (1930) a étudié le développement post-embryonnaire de *D. gonocephala* qui atteint le stade adulte en deux mois.

Pour les formes hypogées, et plus particulièrement pour *D. collini*, il semble que quatre mois au minimum soient nécessaires pour atteindre le stade adulte. Un jeune, éclos en novembre 1931, présente en mars 1932 une taille double de celle de l'éclosion, soit 11 mm, et des organes génitaux bien développés (de Beauchamp, 1932). Ce laps de temps, de quatre à cinq mois, apparaît comme la durée exigée par certaines espèces hypogées pour atteindre la maturité génitale.

— Tel est le cas d'*Atrioplanaria delowarei*. Il est intéressant de noter que les individus maintenus en élevage présentent une augmentation de la taille très importante, puisque les jeunes de première génération ont atteint, après une année, la taille de 12 × 2 mm au stade adulte (l'accroissement se retrouve au niveau des cocons qui peuvent mesurer alors jusqu'à 1,3 × 1,2 mm).

— Une dizaine de jeunes *Phagocata vitta* (Abères) éclos en août 1965 ont été isolés. Ils atteignaient une longueur moyenne de 2 mm en octobre, et ont augmenté régulièrement de taille pour acquérir, après cinq mois d'élevage, celle qui est fréquente pour les immatures de l'espèce, soit 7 mm. En mai 1966 les individus étaient sexués ; en août ils déposaient leurs premières pontes et en janvier 1967 les secondes (figure 24). Il semble donc que, pour cette espèce, neuf à dix mois soient nécessaires à l'apparition des glandes sexuelles et de l'appareil copulateur, dans le cas particulier de ces élevages à la température de 9°C ; dix-sept mois se sont écoulés entre la naissance du jeune et celle des jeunes de sa première descendance.

Les changements morphologiques qui accompagnent la croissance sont parfaitement analogues à ceux décrits par Abeloos. Au cours du développement post-embryonnaire la longueur totale des jeunes

Source : MNHN, Paris

Phagocata passe de 1,5 ou 2 mm à 8 ou 10 mm au maximum, alors que le poids frais, voisin de 0,3 mg à la naissance, peut atteindre 6,2 mg à l'état adulte.

Des modifications dans les dispositifs anatomiques, dans leur emplacement et leur volume se produisent chez toutes les espèces étudiées. Chez le jeune, le système digestif présente un grand développement et les caecums envahissent le parenchyme très réduit. L'accumulation des néoblastes précède à la formation des organes génitaux. Après l'apparition de l'appareil copulateur, la période de maturation des gonades et du vitellogène demande encore un certain temps avant que ne se déclenche la ponte.

— Bien que les trois cocons de *D. chattoni* n'aient jamais éclos, la récolte dans les sédiments de la galerie de captage de la vallée de l'Arize de très petits individus permet d'apporter quelques précisions pour cette espèce. Ceux-ci, en raison de leur taille et du nombre de leurs yeux ne peuvent être que très jeunes.

Ils mesuraient 3 à 5 mm de long et 0,1 à 0,9 mm de large : les yeux étaient au nombre de 6 et 8 (3 et 4 de chaque côté) pour les plus grands individus et de 5 (3 droits et 2 gauches) pour le plus petit. Leur croissance s'est montrée extrêmement lente : au bout d'un an les Dendrocoeles, toujours immatures, n'atteignent que 8 mm ; après dix-huit mois ils mesurent 15 à 18 mm de longueur. Cette taille correspond à celle des individus récoltés le 24.08.1965 dont le poids moyen est de 18 mg (10 à 22 mg). Ils sont en majorité adultes dès le mois de décembre et leur taille augmente jusqu'en mai 1966 où ils atteignent 23 × 4 mm, pour un poids moyen de 45 mg. La période de sénilité débute alors, marquée par des divisions pathologiques, suivie de la désintégration des trois quarts de l'élevage en janvier 1968, et de la totalité de ce dernier en mars.

En faisant correspondre les résultats des deux données précédentes, élevage et récolte, il apparaît évident que, chez cette espèce, la durée du développement post-embryonnaire est beaucoup plus longue que chez *D. collini*. Quatre mois sont nécessaires pour passer du stade de grand immature au stade adulte, ce qui doit exiger plus de deux années pour qu'un jeune issu d'un cocon puisse à son tour.

— La taille moyenne de *Plagnolia vandeli* lors des récoltes est de 8 × 2 mm pour les grands immatures ; leur poids n'excède pas 7,5 mg. Les plus petits animaux capturés mesurent 5 mm. L'apparition du stade sexué a été observée pour un lot comportant 54 individus récoltés en juin 1963 et placés dans la grotte-laboratoire à la température de 11,5°C. Les premières manifestations de la sexualité apparaissent dix mois après la mise en élevage. Le nombre des individus sexués augmente considérablement sans toutefois atteindre la totalité de l'élevage comme c'est le cas pour les *D. chattoni*. Ce nombre d'individus présente deux maximums, d'abord en septembre, puis en mai (figure 26, histogramme B). Les sexués atteignent alors la taille maximale de 20 × 5 mm qui se rencontre rarement dans la nature.

Pour cette espèce, il n'est possible que de fournir une évaluation présumée de la durée de la croissance. Dix mois sont nécessaires pour qu'un immature atteigne le stade sexué ; un jeune issu du cocon ne doit donc atteindre ce stade qu'après au moins une année.

3. *Longévité des Triclades hypogés*

Les données relatives à la longévité des Triclades sont peu nombreuses. Pour les formes épigées, Vandel fait état de la grande résistance des individus asexués, peu différenciés. En ce qui concerne les Paludicoles sexués, il note (1921 *b*, p. 497) l'existence d'un cycle sexuel d'une année suivi de la mort de l'animal chez *Polycelis felina* [1] (il en serait de même pour *Dendrocoelum lacteum*). Au contraire, *Dugesia polychroa* présente plusieurs cycles annuels successifs et certains individus peuvent vivre trois années.

1. 12 individus adultes, de grande taille, de cette espèce épigée récoltée dans la grotte de Bas-Nistos, le 24.08.1965, se sont maintenus en élevage à 9°C jusqu'en février 1968, sans manifester aucun signe de reproduction ; ils ont donc vécu au moins trois années, ce qui ne s'observe pas chez les individus provenant des cours d'eau subaériens.

Source : MNHN, Paris

De Beauchamp (1932) établit que *Dendrocoelum remyi* et *D. album* peuvent se maintenir jusqu'à quatre ans en captivité et à température variable (16-19°C en été, températures auxquelles je n'ai pu conserver plus de quelques mois les espèces pyrénéennes).

Mes élevages à 9°C de *D. chattoni* montrent que, par exemple, sur quinze individus immatures récoltés le 24.08.1965, cinq sont encore en vie et sexués après cinq années.

La longévité maximale atteint le même ordre de grandeur pour *Plagnolia vandeli*, que ce soit à 9 ou à 11,5°C.

Des *Atrioplanaria delamarei* capturées en juin 1965 et maintenues à 9°C, sont encore actuellement en élevage. Enfin certaines *Phagocata* récoltées en juillet 1964 ont vécu jusqu'en février 1968, toujours à 9°C, ce qui correspond à une durée de vie d'au moins quatre ans.

D'une façon générale, la longévité des Triclades hypogés paraît donc supérieure à celle des épigés. Les durées de vie minimales des premières sont toujours plus longues que les durées maximales des secondes, à température semblable. Ce phénomène se retrouve pour d'autres groupes zoologiques (Ginet, 1960). Chez les Crustacés il a tout particulièrement été envisagé pour quelques taxa. Les Copépodes épigés vivent tout au plus quelques mois (un à treize) alors que les formes hypogées peuvent atteindre vingt à trente mois (Rouch, 1968, p. 139). La durée moyenne de vie d'un *Niphargus* est de six ans ; elle n'est que d'une année et demi pour les Gammares. Enfin, selon Magniez (1971), les *Stenasellus virei* femelles peuvent atteindre quinze ans d'âge et les mâles douze années.

VII. — *CONCLUSION*

La reproduction sexuée s'observe régulièrement chez les Triclades Paludicoles hypogés dans la nature. Par ailleurs, à température basse et constante qui est celle de la plupart des biotopes où ces espèces sont capturées et qui se trouve toujours voisine de 10°C, les espèces hypogées maintenues en élevage présentent ce même mode de multiplication. La sexualité apparaît chez des animaux en général de grande taille pour l'espèce et convenablement nourris. L'influence de la nutrition se montre prépondérante pour la ponte et l'inanition qui, de brève durée, peut apparaître comme un facteur adjuvant mais provoque l'arrêt de la ponte lorsqu'elle se prolonge.

Rien ne différencie nettement le mécanisme de la copulation et les phases essentielles du phénomène de la reproduction sexuée chez les Triclades, qu'ils mènent un mode de vie épigé ou hypogé. Toutefois, à tous les niveaux, le facteur temps joue un rôle important. Ainsi la durée de la copulation, dont le déroulement chez les hypogés rappelle celui de *D. lacteum*, est toujours de plusieurs heures pour les formes souterraines et de quelques minutes seulement chez les épigés. Le rythme de pontes, le développement embryonnaire et post-embryonnaire subissent un ralentissement notable. Le faible nombre de jeunes éclos peut être compensé par la longévité accrue de l'animal et, semble-t-il, par la fertilité des pontes pour certaines formes. Car il est bien évident que chaque espèce conserve ses propres particularités et son évolution individuelle au sein du groupe. Toutefois, sur un plan général, reste acquise l'existence du ralentissement de l'ontogenèse et de l'accroissement de la longévité des Paludicoles hypogés.

A priori, il est possible de supposer que la température seule puisse rendre compte des différences enregistrées entre ces données strictement liées au point de vue temporel. En effet, tous les temps d'éclosion sont fournis pour des températures d'élevage de 9°C. Cependant pour *P. vitta* il n'est pas apparu de différence significative entre les résultats obtenus pour des lots d'individus placés à une température supérieure (les pontes y sont simplement moins nombreuses) et ceux des élevages à 9°C ; ce facteur n'agit que faiblement. Par ailleurs, *C. alpina* qui vit dans des eaux plus froides généralement que les eaux souterraines, ne montre pas ce ralentissement ontogénique essentiellement caractéristique des formes hypogées.

Ce facteur temps n'est pas limité aux Triclades. Il se retrouve au niveau de l'ensemble des formes hypogées et s'étend aux espèces aériennes comme aux aquatiques (Vandel, 1964, p. 438) qui présentent une réduction du nombre des œufs, de grande taille, un rythme de ponte et une durée de développement très lents.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

REPRODUCTION ASEXUÉE ET RÉGÉNÉRATION

I. — *LA REPRODUCTION ASEXUÉE*

Le phénomène de la scissiparité est connu chez les Triclades depuis le début du XIX^e^ siècle. Vandel (1921 *b*) a donné l'historique des recherches et a précisé le mécanisme de la division pour *Polycelis felina*. En Europe, d'autres espèces épigées sont capables de se reproduire par scissiparité, telles *Crenobia alpina*, *Dugesia gonocephala* et *D. tigrina*.

Le fait que des fragmentations anormales et pathologiques apparaissent chez certaines formes ne doit en aucun cas être tenu pour des manifestations de la reproduction asexuée ; ces phénomènes s'observent généralement chez des individus âgés, maintenus dans de mauvaises conditions.

Pour les espèces hypogées, les résultats consignés par de Beauchamp (1932, 1935), Pedersen (1956) et Dahm (1958) concernent la seule *Phagocata vitta* : en élevage, les périodes de division alternent avec les périodes sexuelles et se situent en été chez certaines races ; chez d'autres races la reproduction est exclusivement asexuée et la division spontanée équilibre les pertes dues à la mortalité. Cette espèce présente, en outre, la possibilité de se diviser à l'intérieur d'un kyste qui lui permettrait de résister à la dessication (Sekera, 1925). De Beauchamp a signalé l'existence de ce kyste chez les *P. vitta* qu'il a observées.

Parmi les espèces que j'ai conservées en élevage deux seulement ont laissé voir les manifestations de la multiplication asexuée. Plusieurs souches de *Phagocata*, qui n'ont jamais acquis de caractères sexuels, représentent la première espèce asexuée ; *Plagnolia vandeli* est la seconde. Dans la grotte du Plagnol cette espèce possède un très fort pourcentage de régénérats.

1. *Résultats des observations d'élevages*

— Espèces épigées

— Les modalités de la division spontanée ont été décrites chez les espèces épigées. La scission « est le résultat des réactions indépendantes qui animent les deux parties, antérieure et postérieure, et qui amènent une brusque déchirure entre ces deux régions ; dans tous les cas, la scission est un phénomène extrêmement rapide » (Vandel, 1921 *b*, p. 378).

— Le niveau du plan de scission est variable selon les individus. Chez *Polycelis felina*, lors des périodes de division activr, la scission prépharyngienne, surtout fréquente en été, peut être considérée comme une conséquence de l'accélération du rythme de la division. En effet, pour cette espèce, l'intervalle d'une scission à l'autre varie en moyenne d'une à quatre semaines (3 à 77 jours ; Vandel, 1921 *b*, p. 384).

— Espèces hypogées

— Le niveau du plan de scission semble très variable chez les deux espèces hypogées qui présentent ce phénomène de division ; il se situe soit en avant, soit en arrière du pharynx, ou même au milieu de la cavité pharyngienne ; le pouvoir de régénération de ces deux espèces est effectivement très grand. Cependant, chez *P. vandeli*, les sections post-pharyngiennes sont proportionnellement les plus

Source : MNHN, Paris

abondantes. C'est ce que l'on peut conclure de l'observation de cultures de plusieurs lots comportant au total une centaine d'individus, placés dans la grotte-laboratoire et suivis pendant trois années consécutives. Toutes les divisions ont eu lieu après six à sept mois d'élevage, aux époques indiquées sur le tableau 8, à partir du mois de janvier 1964.

TABLEAU 8. — *Apparition des scissions chez* Plagnolia vandeli *en élevage dans la grotte-laboratoire depuis juin* 1963 *; observations portant sur trois années consécutives.*

Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Nombre total de scissions	1	1	0	0	2	0	3	2	11	12	3	0	35
Nombre de scissions post-pharyngiennes	0	0	—	—	1	—	1	2	9	7	1	—	21

L'automnie de chaque partie du corps autorise la scission en n'importe quel point.

— Les individus sectionnés une première fois se sont rarement scindés à nouveau. Cependant, chez trois *Plagnolia*, une première scission prépharyngienne a été suivie par une seconde scission du régénérat décapité [1] ; chaque fragment s'est reconstitué entièrement et a atteint la maturité sexuelle après plus d'une année d'élevage (l'un des individus s'est sectionné à nouveau après 19 mois).

— La taille des individus scissipares varie selon les espèces. Les races de *P. vitta* qui présentent exclusivement ce type de multiplication, sont de petite taille, 5 à 6 mm, comparées aux races sexuées dont les adultes atteignent une longueur de 8 à 9 mm. Chez *Plagnolia*, au contraire, il ne semble pas que le phénomène de la reproduction asexuée soit lié à une souche particulière ; en effet, les individus résultés un Plagnol, qui présentent un fort pourcentage de régénérats, laissent apparaître les manifestations de la sexualité. La scission se produit indifféremment chez les jeunes immatures comme chez les formes qui viennent d'acquérir la maturité sexuelle, mais jamais chez les vieux adultes.

2. *Influence de la température*

Plusieurs lots de toutes les espèces capturées en nombre suffisant ont été placés dans des enceintes dont la température est différente : réfrigérateur à 8-9°C, grotte-laboratoire à 11-12°C, cave du laboratoire à 13-17°C.

— Pour *Plagnolia*, les nombres les plus élevés de scissions ont été observés dans la grotte (tableau 8). Les variations de la température de l'eau des cristallisoirs d'élevage mesurée sur deux années consécutives sont faible (11,1 à 11,8°C) ; l'amplitude annuelle est de 7/10e de degré, la température la plus élevée est atteinte en fin d'été. C'est alors que se situe la période de maximum de fréquence des scissions ; toutefois l'élévation de la température, dans ce cas, paraît insuffisante pour expliquer la recrudescence de la division active.

L'observation, dans l'un de mes premiers élevages, de 54 individus tous asexués (taille moyenne $= 8 \times 2$ mm, poids $\leqslant 7{,}5$ mg) dont l'évolution a été décrite précédemment pour l'analyse de l'apparition des ébauches génitales (figure 26, B) met en évidence le fait qu'une des périodes d'apparition en grand nombre des organes génitaux coïncide avec la période de fréquence maximum des scissions : certains individus sexués sont ainsi amenés à se diviser, tout comme les immatures. Chacun des fragments régénère parfaitement et il est très rare, même lorsque les individus meurent en grand nombre, de noter la disparition des régénérats.

1. Il est bien connu (Child, 1941) que la décapitation, par section expérimentale, accélère le rythme des scissions chez les Triclades.

Source : MNHN, Paris

Dans les élevages maintenus en réfrigérateur, le phénomène de scission peut également se produire, mais il est peu fréquent. Par ailleurs, il ne semble lié à aucun cycle saisonnier (février = une section prépharyngienne, avril = une section post-pharyngienne, octobre et décembre = une et deux sections prépharyngiennes).

Enfin, les lots placés dans les caves du laboratoire et soumis à une élévation de température atteignant 17°C en fin d'été, vivent moins longtemps que ceux isolés aux températures basses et constantes (ainsi des dix individus immatures mis en culture le 9.06.1966 huit seulement subsistaient en septembre, six en novembre et cinq en décembre ; ils ne se sont jamais scindés. Ces derniers ont résisté pendant toute la période hivernale à la température moyenne de 13°C et sont morts en octobre de l'année suivante).

Statistiquement, l'époque de forte mortalité se situe régulièrement en octobre-novembre pour les trois lots.

— Les *Phagocata* se comportent différemment en élevage selon la souche considérée. Celles provenant de la galerie de mine des Alères, de la source de Callong et de l'interstitiel de l'Aude par exemple, toutes sexuées, n'ont présenté quelques rares scissions que dans les lots isolés aux températures les plus élevées et jamais à 9°C ; ce faible nombre de scissions est apparu en fin de période estivale.

D'autres races, au contraire, récoltées à l'état asexué (sources proches du Portel, interstitiel du Lasset...) sont toujours demeurées immatures et ne se sont maintenues en élevage que par multiplication, quelle que soit la température, bien que les scissions soient très rares à 9°C.

— *Atrioplanaria*, à température variable uniquement, présente quelques scissions isolées.

Chez les autres espèces hypogées ce phénomène est tout à fait accidentel.

3. *Discussion et conclusion*

La reproduction asexuée se manifeste très peu fréquemment chez les Triclades Paludicoles hypogés. Cette grande rareté du phénomène tient au fait que l'existence de formes obscuricoles est beaucoup plus faible au sein de la famille des Planariidae que chez les Dendrocoelidae, famille qui présente une évolution d'ensemble orientée vers un mode de vie hypogé. Or, seules les Planariidae sont susceptibles de posséder ce type de reproduction, en raison de leur fort pouvoir de régénération.

Chez *Plagnolia vandeli*, il est intéressant de noter qu'une des périodes maximales d'apparition des ébauches génitales coïncide avec le moment où les scissions sont les plus fréquentes ; certains individus sexués sont alors amenés à se diviser, exactement comme le font les immatures. Le niveau de rupture se situe, le plus souvent, immédiatement en arrière du pharynx ; l'appareil copulateur, visible dans le fragment postérieur, va régresser en même temps que se produit le phénomène de la régénération. Or, d'une manière générale, les deux modes de reproduction sexuée et asexuée s'excluent réciproquement et, même lorsqu'il y a coexistence des deux phénomènes chez une espèce, ceux-ci ne se produisent pas simultanément mais sont alternés. Le réflexe de la scission persiste donc encore pour *P. vandeli* chez des individus sexués ; l'inhibition de la division par l'apparition des organes génitaux n'existe pas. Le cas est rare et mérite d'être signalé ; il se produirait chez *D. paramensis* (Furhmann) 1914 et est connu pour le genre monospécifique brésilien *Rhodax*.

Dans leurs grandes lignes, les modalités de la division spontanée ne diffèrent pas chez les Triclades en fonction des conditions écologiques. L'élévation de la température accélère peu la fréquence des scissions qui sont plus nombreuses à 11-12°C pour les espèces hypogées étudiées.

Source : MNHN, Paris

II. — *LA RÉGÉNÉRATION*

1. *Introduction*

Malgré le faible nombre d'individus vivants dont je disposais, il m'a paru nécessaire d'effectuer quelques expériences de régénération sur les Triclades hypogés. En effet, d'une part il est intéressant d'apporter des données concernant les espèces obscuricoles qui n'ont encore fait l'objet d'aucune recherche de ce genre, d'autre part, la comparaison entre les modalités de la régénération de Triclades peuplant des biotopes différents permet de compléter et préciser les résultats fournis par l'étude de la physiologie de ce groupe.

L'espèce épigée *Polycelis felina* sera prise comme témoin pour la série d'observations qui vont suivre ; elle sert de base de référence pour les comparaisons qui s'imposent. Les manifestations de la régénération chez cette espèce ont, rappelons-le, déjà fait l'objet d'une analyse précise, due notamment à Vandel (1921 *b*). Par ailleurs, sont fort nombreuses les recherches sur la régénération des Planaires épigées en général, car celles-ci constituent un matériel de choix pour l'analyse du phénomène qui se traduit ainsi : un fragment dépourvu d'organes différenciés se montre capable de les reconstituer et de reprendre l'apparence spécifique du taxon. Un récent ouvrage de Brøndsted (1969) synthétise l'ensemble des données actuelles et expose les hypothèses formulées sur ce sujet ; le lecteur pourra s'y reporter utilement aussi pour toute référence d'ordre bibliographique.

Avant d'aborder les résultats d'expériences, je rappellerai les points essentiels de la régénération des Planaires.

— La plupart des Planariidae ont un pouvoir de régénération total, c'est-à-dire que, chez ces espèces, n'importe quel fragment du corps peut régénérer un individu entier ; c'est le cas de *Dugesia gonocephala* et *D. lugubris* par exemple. La courbe qui exprime la possibilité, pour un fragment d'écapité, de régénérer une tête suivant le niveau du plan de section, caractérise pratiquement chaque groupe d'espèces.

Au contraire, les Dendrocoelidae ne régénèrent leur tête que si le plan de section est antérieur au pharynx. Ainsi, des fragments de *Dendrocoelum lacteum*, amputés en arrière du pharynx, ne régénèrent pas de tête, alors que la partie antérieure forme une nouvelle queue ; *Bdellocephala punctata* se comporte de façon identique.

— La vitesse moyenne de régénération varie, chez les Planaires, avec l'emplacement de la section et la température ; elle décroît de la tête vers la queue et en fonction inversement proportionnelle de la température.

2. *Matériel et techniques*

- *Espèces étudiées*

J'ai étudié les phénomènes de régénération et plus particulièrement leur durée, chez les Triclades peuplant en général des biotopes différents. Comme je viens de le signaler, l'espèce épigée *Polycelis felina* constitue le terme de référence pour la comparaison effectuée avec des espèces hypogées telle *Phagocata vitta* qui peuple essentiellement le milieu hypotelminorhéique, ainsi que *Plagnolia vandeli* et *D.* (*Amyadenium*) *chattoni* liées à divers biotopes souterrains.

— *Techniques*

L'ensemble des techniques histologiques et de celles ayant trait aux élevages a été exposé dans le chapitre général traitant de cette question (p. 000) ; aussi ne seront indiquées ici que les seules techniques particulières à la régénération.

a) Chaque sujet mis en observation est isolé dans un petit cristallisoir, rempli d'eau de grotte et recouvert d'une plaque de verre. Toutes les Planaires sont élevées dans la grotte-laboratoire. Le

Source : MNHN, Paris

manque de lumière et la température régnante (11,5°C) conviennent parfaitement aux espèces hypogées. Les *Polycelis* sont installées au jour, dans le sas de la grotte-laboratoire.

Des contre-expériences ont permis de vérifier que le facteur lumière ne peut à lui seul se montrer responsable des différences enregistrées dans la durée du phénomène de régénération : les *Polycelis* régénèrent de façon analogue dans la grotte.

b) Pour les amputations nécessitées par l'étude des phénomènes de régénération, les individus sont posés sur une feuille de carton recouverte d'une mince couche d'eau ; la section, réalisée à l'aide de petits morceaux de lame de rasoir, est pratiquée perpendiculairement au corps, lorsque l'animal est en extension ; aucun anesthésique n'est utilisé.

En raison des variations enregistrées dans la vitesse de régénération, la section a toujours été faite de façon analogue et au même niveau pour toutes les espèces, de façon à obtenir des résultats comparables. Tous les individus ont donc été sectionnés environ au tiers intérieur du corps, nettement en arrière du cerveau et en avant du pharynx. Ainsi, même les Dendrocoelidae sont capables de régénérer une tête.

c) Du fait de la rareté de la plupart des espèces, la méthode photographique est utilisée pour observer, sur un même individu, le processus de croissance du bourgeon de régénération et les changements de forme du régénérat. Les photographies sont prises au flash, de manière à réduire au maximum l'exposition à la lumière et à la chaleur de ces animaux sensibles à toute élévation de température. Il est certain que les Planaires ne sont pas un matériel de choix à ce point de vue, du fait de leur grande contractilité ; aussi toutes les photographies d'un fragment sont-elles prises lorsque celui-ci est au maximum d'extension, lorsqu'il rampe sur le fond d'une boîte de Pétri remplie d'eau.

d) Puisque c'est tout particulièrement la durée de la régénération qui diffère selon les espèces, il convient de définir conventionnellement dès à présent cette période. Pour des raisons d'ordre pratique, Abeloos (1930, p. 63), comme de nombreux autres auteurs, propose de limiter la durée de la régénération au temps de différenciation des yeux, « temps qui s'écoule entre la section et le moment où les yeux se présentent comme deux taches noires nettement indiquées ». Bien entendu, la régénération n'est pas achevée à ce stade ; deux à quatre jours sont encore nécessaires chez les formes étudiées, pour le montre l'étude histologique.

Dans le cas d'espèces anophthalmes, il est nécessaire d'avoir recours aux changements de morphologie externe et pour *Plagnolia* à l'apparition des organes unicellulaires sous la forme de deux lignes transparentes situées de part et d'autre du lobe frontal. Ces organes s'observent à la loupe aussi facilement que les taches oculaires.

Pour l'étude histologique des individus en régénération le Helly s'est montré supérieur au Bouin en tant que liquide fixateur.

3. *Résultats des amputations*

A. *Polycelis felina*

Cette espèce, très commune et bien étudiée, possède un pouvoir de régénération totale.

Les individus soumis à expérimentation proviennent du déversoir du Pesquet (Maulis, Ariège) ; leur taille varie de 7 à 10 mm. Les divers fragments sont photographiés régulièrement tous les quatre jours et les différentes mesures utilisées sont prises sur les clichés.

Le déroulement de la régénération se montre comparable à celui qui s'observe chez toutes les Planariidae.

— Après amputation de la tête se produit la cicatrisation de la blessure qui est achevée dès le quatrième jour.

— Les bords de la plaie se rapprochent ; une fine membrane apparaît puis un liseré blanc, dépourvu de pigment, se développe en blastème ; celui-ci est nettement visible huit jours après la section.

Source : MNHN, Paris

— L'épiderme se reconstitue, puis le blastème s'accroît. Au bout de seize jours ce blastème a terminé sa croissance. Le cerveau s'est différencié tout d'abord, les yeux apparaissent ; le blastème ne se distingue plus alors de la souche qui lui a donné naissance.

Les mesures des longueurs successives des blastèmes de régénération ont permis de construire les courbes de croissance, en fonction du temps, de régénérats de *Polycelis felina*. Une courbe moyenne (correspondant à dix courbes élémentaires successives) a été établie (figure 29, B, a). Cette courbe, très faiblement concave, montre un angle de pente très ouvert. La vitesse de croissance est régulière et rapide.

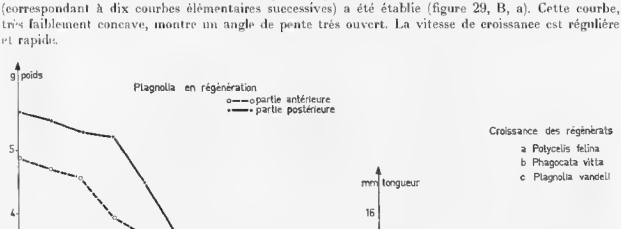


FIG. 29. — A. Courbes de variations pondérales de fragments de *P. vandeli* en régénération ; B. Courbes de croissance en longueur des blastèmes de régénération de fragments postérieurs de Triclades.

Aux premières manifestations d'épimorphose succède un processus de refonte, transformant les parties anciennes et donnant au fragment l'apparence d'une petite Planaire. A la température de 9°C le déroulement complet de ce phénomène demande en moyenne vingt jours.

B. *Espèces hypogées*

a) *Plagnolia vandeli*

Une série d'expériences porte sur des individus provenant de la grotte du Plagnol et dont la taille est comprise entre 7,8 et 11,7 mm de longueur, 2 et 3,5 mm de largeur. Les divers fragments sont photographiés tous les quinze jours et comme précédemment les différentes mesures utilisées sont prises sur les clichés.

— *Accroissement du blastème*

La régénération d'un fragment de *Plagnolia vandeli* se produit toujours selon le processus général schématisé figure 30.

• A, a — En quinze jours s'effectue la cicatrisation de la blessure.

• B, b — En un mois se forme le blastème de régénération qui apparaît comme une ligne blanche et opaque ; après six semaines il est suffisamment développé pour qu'il soit possible de mesurer sa taille.

Source : MNHN, Paris

• C, c — Ce blastème continue à s'accroître ; en 90 jours il atteint sa longueur maximale. C'est alors que débute la transformation du fragment ; le blastème de régénération ne se distingue plus de la souche qui lui a donné naissance.

Les courbes de croissance, en fonction du temps, de régénérats de *Plagnolia vandeli*, ont été construites en mesurant les longueurs successives des blastèmes de régénération ; ces courbes présentent un grand angle de pente entre le 45e et le 75e jour. La vitesse de croissance est maximale à cette période de la régénération puis elle diminue par la suite (figure 29, B, c).

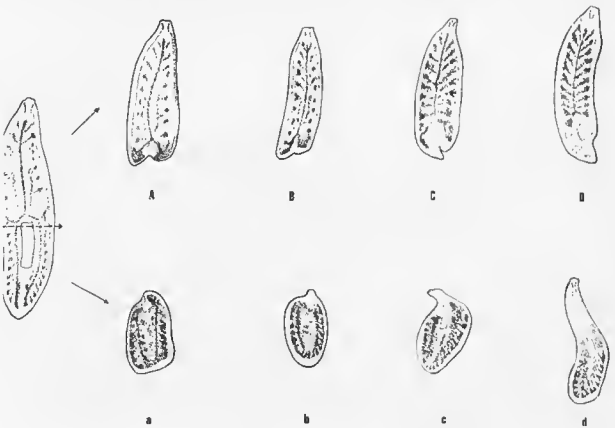


FIG. 30. — *Plagnolia vandeli* ; schéma de l'évolution de deux fragments en régénération à la suite d'une section transversale, d'après des photographies prises au flash (A.a = 15e, B.b = 45e, C.c = 75e, D.d = 105e jour).

— Évolution du fragment en régénération

Pendant que se forme le blastème de régénération et que se différencient les cellules de la Planaire, celle-ci subit des changements de formes accompagnés d'une diminution de taille. La réduction de la taille est l'effet de l'inanition à laquelle est soumis le fragment et des remaniements de toute l'organisation. Ces phénomènes sont visibles sur les clichés photographiques qui permettent de suivre l'évolution de régénérats antérieurs et postérieurs d'une même *Plagnolia vandeli* au cours de la régénération.

Une étude quantitative utilisant la méthode par pesée (pesée des clichés découpés sur carton) a été faite sur dix individus ; la perte de poids des régénérats est évidente et régulière depuis le moment de l'opération jusqu'à ce que l'animal, ayant régénéré tous ses tissus, puisse être à nouveau alimenté. Ce phénomène se traduit par la courbe de variation pondérale des régénérats (figure 29, A).

— Croissance de l'individu régénéré

Placé dans des conditions normales d'alimentation, un régénérat ayant atteint ce stade croît et se développe comme le font les jeunes issus d'un cocon, pour atteindre la taille habituelle de l'adulte.

Source : MNHN, Paris

b) Selon les mêmes procédés et avec les mêmes méthodes, l'évolution morphologique et le temps de croissance des blastèmes de régénération ont été suivis chez *Phagocata vitta* (dans ce cas les clichés photographiques sont pris tous les huit jours).

J'ai pu constater que les processus de régénération sont semblables du point de vue morphologique à ceux mis en évidence chez *Plagnolia* ; seule la durée du phénomène est différente.

— La cicatrisation demande un temps inférieur à huit jours.

— Le quinzième jour le blastème de régénération peut déjà être mesuré.

— Il s'accroit rapidement jusqu'au 45e jour, où il a atteint sa taille maximale.

Les courbes de croissance des régénérats ont la même allure générale que celles obtenues pour *Plagnolia* ; leur angle de pente est cependant plus grand et la vitesse de croissance est maximale entre le quinzième et le trentième jour (figure 29, B, b).

Les phénomènes de réduction de taille se manifestent dès le 45e jour lorsque l'individu s'alimente ; il se développe très vite et acquiert la taille de la Planaire adulte.

c) Une série d'expériences complémentaires concernent les formes obscuricoles et portent sur *D.* (*Amyadenium*) *chattoni*.

La cicatrisation, comme chez *P. vandeli*, a lieu en quinze jours ; le blastème est constitué au bout d'un mois et ce n'est qu'après 90 jours que les yeux apparaissent au nombre de deux ou trois.

La courbe de croissance en longueur du blastème rappelle encore celle obtenue pour *Plagnolia* ; la vitesse de croissance présente un maximum entre les 60e et 90e jours.

Toutefois, alors que *P. vandeli* et *P. vitta* possèdent un pouvoir de régénération totale qui permet à tout fragment d'édifier un individu complet, *D.* (*Amyadenium*) *chattoni* se comporte de la même façon que *Dendrocoelum lacteum* en régénération. Les régénérats se cicatrisent, mais les fragments postérieurs constituent une masse plus ou moins arrondie qui ne se différencie pas. L'un de ces régénérats a pu être conservé pendant plus d'un an avant d'être fixé, sans présenter la moindre transformation apparente.

Cette durée de survie est remarquable et n'a jamais été atteinte chez *D. lacteum* ; ceci est encore un exemple manifeste de la longévité des formes hypogées.

Par ailleurs, il convient de noter dans ce cas précis, que si les expériences portent sur des individus sexués, la section est suivie le plus souvent par la mort des deux parties, à plus ou moins brève échéance. Ce phénomène particulier (difficulté de régénérer liée à un état physiologique déterminé) ne s'observe que pour cette seule espèce, semble-t-il, et n'a pas été relevé chez les autres Triclades hypogés.

4. *Résultats histologiques*

Les très nombreuses recherches histologiques sur la régénération des Triclades épigés sont résumées dans l'ouvrage de Brøndsted (*op. cit.*). Elles établissent que la cicatrisation s'effectue grâce à des mouvements musculaires, puis à l'apparition d'une fine membrane anhyste. Un nombre élevé de cellules de régénération, les néoblastes, s'activent dès les premières heures qui suivent l'amputation ; elles migrent à travers le parenchyme, sous l'influence d'un stimulus lié à la blessure et s'accumulent au niveau de la plaie pour former le blastème de régénération. Ayant atteint la région blessée, les néoblastes se divisent par mitose ; leur différenciation est rapide. Ces cellules sont à l'origine de tous les organes de régénération.

J'ai vérifié les processus histologiques de la régénération chez *Plagnolia vandeli* amputée selon les conditions expérimentales exposées dans le paragraphe précédent.

Après la section, les tissus lésés se désagrègent avant d'être éliminés. Ceci confère à la plaie un aspect irrégulier qui persiste jusqu'à la constitution d'une fine membrane cicatricielle lisse, sur laquelle s'édifie par la suite l'épithélium typique, selon le processus défini par Duhois (1949). Cette cicatrisation dure une quinzaine de jours chez *Plagnolia* et quatre jours chez *P. felina* dans les conditions d'expérience.

Source : MNHN, Paris

Sur les coupes de neuf jours, la membrane cicatricielle est encore présente (Planche III, 1). A douze jours s'observe la première apparition de l'épiderme (Planche III, 2) ; les cellules de régénération, au contact de la membrane de cicatrisation, sont piriformes ou fusiformes.

Le blastème de régénération s'accroît régulièrement à partir du 30e jour (Planche III, 3) ; il s'allonge au cours des semaines qui suivent comme le montrent les coupes des 48e et 60e jours de la planche III.

C'est à compter du troisième mois après l'amputation que les premiers signes de différenciation se produisent ; un régénérat caudal de cent jours possède un pharynx à musculature non encore différenciée (Planche III, 7) ; le cerveau est reconstitué dans un régénérat céphalique de même âge (Planche III, 8) qui ne montrera la morphologie classique de l'espèce que cinq mois après la section. Ensuite, l'apparition de la sexualité exige une durée équivalente à celle requise par un jeune immature de même taxon, soit une année.

5. *Discussion et conclusion*

Le nombre de Triclades hypogés que j'ai pu utiliser pour réaliser des expériences de régénération est insuffisant pour que certains résultats soient pris en considération et jugés comme quantitativement valables ; tel est le cas de la fréquence de tête, un de la dispersion et de la quantité des néoblastes.

Des données préliminaires permettent cependant d'établir quelques comparaisons entre la régénération des Planaires hypogées et celles des espèces épigées.

a) Les processus morphologiques et histologiques de la régénération céphalique sont analogues dans les deux groupes : la cicatrisation se produit à partir d'une membrane anhyste ; la migration de néoblastes indifférenciés et totipotents est suivie par la formation d'un blastème de régénération qui s'accroît régulièrement avant l'organogenèse. Celle-ci se traduit par la différenciation successive du cerveau, des yeux et organes sensoriels, puis de l'ensemble des éléments étrangers au système reproducteur.

b) Le pouvoir de régénération est indépendant du biotope. Les différences observées ne sont pas fonction du mode de vie des Planaires mais elles sont liées à leur appartenance taxonomique. Ainsi, chez *Plagnolia vandeli* et *Phagocata vitta*, Planariidae hypogées, quel que soit le niveau du plan de section, tout fragment régénère une tête. Au contraire, le Dendrocoelidae *D.* (*Amydentium*) *chattoni* possède un pouvoir de régénération céphalique limité au territoire prépharyngien.

c) Le pouvoir de régénération n'est pas influencé par l'état sexuel des sujets chez les Triclades épigés. La qualité et la vitesse de la régénération demeurent identiques, que les individus soient en période de ponte ou non. Chez les formes hypogées, le phénomène est comparable en ce qui concerne les Planariidae ; en revanche, les Dendrocoelidae en pleine maturité régénèrent difficilement.

d) L'importance du facteur temps apparaît encore une fois nettement dans les résultats. La durée de la régénération est six fois plus élevée chez les espèces hypogées que chez les épigées. Il est cependant à noter que les expériences sont effectuées à 11°C, température à laquelle les processus de régénération sont lents ; mais cette basse température n'explique pas entièrement cette lenteur. A la même température de 11°C, en effet, l'espèce épigée *P. fulina* régénère ses yeux au bout de dix-huit jours et *P. vitta* après un mois et demi. Trois mois sont nécessaires pour que les auricules soient visibles chez *P. vandeli* et que les premières taches oculaires apparaissent chez *D. chattoni*.

On constate le même phénomène en ce qui concerne le début des manifestations de réluctum de taille consécutive au jeûne qui se situe au même moment, légèrement plus tôt.

Enfin, il est remarquable que des fragments postérieurs de *D. chattoni* puissent survivre pendant plusieurs mois, voire une année, alors qu'ils sont incapables de s'alimenter ; rappelons qu'un fragment analogue de *D. lacteum* ne survit que deux mois tout au plus. On retrouve dans ce résultat une manifestation de l'augmentation de la longévité constaté chez toutes les Planaires hypogées (cf. chapitre I, p. 112).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

MÉTABOLISME RESPIRATOIRE

Les données exposées dans les deux précédents chapitres mettent en évidence le ralentissement général de l'ontogenèse des Triclades hypogés, qu'il s'agisse du développement embryonnaire, de la croissance post-embryonnaire ou encore de la régénération. Ce point de vue temporel peut trouver en partie son explication dans l'étude de la physiologie du groupe. En effet, il était normal de supposer qu'une différence d'intensité du métabolisme entre espèces hypogées et épigées pouvait rendre compte des variations importantes des valeurs enregistrées pour la durée des divers phénomènes biologiques.

La respiration donne une image des mécanismes de transformations et d'échanges qui se produisent dans un organisme. Le métabolisme respiratoire s'exprime en général par la valeur de l'intensité respiratoire (I. R.), qui est calculée en fonction de la quantité d'oxygène absorbé ou d'anhydride carbonique dégagé pendant une heure, par unité de poids de l'animal. Cette valeur dépend étroitement des facteurs externes dont elle suit les variations, ainsi que des facteurs internes, propres à l'individu.

La valeur du quotient respiratoire (Q. R.), c'est-à-dire le rapport CO_2/O_2 rend également compte de la nature du métabolisme respiratoire.

I. — *TECHNIQUES*

Il existe de nombreuses méthodes permettant la mesure du métabolisme respiratoire. Pour les animaux aquatiques, Pattee (1962) a effectué une mise au point sur la question ; il met en lumière les avantages et les inconvénients relatifs des techniques employées par les différents auteurs. La comparaison des résultats obtenus par les diverses méthodes l'amène à conclure que les valeurs données par une seule d'entre elles ne sont pas valables dans l'absolu. « C'est à l'expérimentateur de choisir celle qui lui permet de jouer sur les facteurs qu'il tient pour les plus importants dans chaque cas ». Toutefois, il convient de considérer que « les conditions faites à l'animal sont les plus importantes et qu'il est inutile de mesurer avec précision un métabolisme anormal ».

Ainsi, pour mes expériences, ai-je procédé par deux méthodes permettant d'effectuer toutes les mesures en milieu confiné, dans une enceinte close d'où O_2 disparaît, alors que CO_2 apparaît. La précision des mesures, dans ces conditions, est supérieure à celle obtenue en milieu renouvelé ; cette dernière est en effet trop faible en raison des volumes à considérer. Par ailleurs, un type de substrat particulier ne semble pas nécessaire ; le contact du verre n'influe pas sur les données d'expériences, contrairement à ce qu'ont montré Wautier et Pattee (1955) dans le cas des larves d'Ephéméroptères et ceci bien que l'importance du facteur substrat paraisse générale (Pattee, 1965, p. 330). En revanche, la température doit nécessairement être basse, de l'ordre de 9° à 13° C, pour que son action ne se fasse pas sentir de façon significative sur l'individu en observation.

Source : MNHN, Paris

1. *Méthode chimique*

Les animaux pour lesquels on veut mesurer l'intensité du métabolisme respiratoire [1] sont placés individuellement (ou par groupe, selon leur taille) dans des flacons en verre à large ouverture, remplis d'eau analogue à celle des bacs d'élevage, et fermés hermétiquement par un bouchon de verre rodé. Le volume des flacons utilisés pour mes expériences varie de 13 à 17 ml. La durée de l'expérience est calculée de telle sorte que la quantité d'oxygène dissous restant soit compatible avec la respiration des animaux. Un échantillon d'eau de 1,4 ml est prélevé pour analyse au moyen d'une seringue de Van Dam (1935).

Les dosages sont effectués selon la méthode classique de Winkler, modifiée par Fox et Wingfield (1938), et basée sur un même principe : oxydation en milieu sulfique d'un chlorure manganeux en hydroxyde manganique qui, en milieu acide, agit alors comme oxydant et libère quantitativement l'iode d'une solution titrée ; l'iode libéré est dosé par l'hyposulfite de soude, grâce à une microburette à micromètre. On dose la quantité d'oxygène avant et après l'expérience. Comme j'effectue des mesures différentielles, il n'est pas nécessaire de pratiquer des corrections pour la teneur en oxygène des réactifs utilisés.

2. *Méthode manométrique, microrespiromètre*

Cette seconde méthode permet l'établissement des courbes du gradient de O_2 en fonction du temps par lecture directe de l'absorption de l'oxygène.

L'appareillage utilisé est simple : l'animal est placé dans une salière dont le bord supérieur est rodé et qui renferme un volume connu d'eau. Au-dessus, un entonnoir à bord rodé également se prolonge par un tube thermométrique de 1 mm de diamètre interne et 10 cm de longueur (Plaurhe 1, 4). Une solution de rouge de thiazine constitue l'index ; la lecture de ses déplacements permet de calculer la valeur de la consommation d'O_2 de l'animal. Sur la face intérieure de l'entonnoir, un papier filtre imbibé d'une solution d'hydroxyde de potassium à 8 % absorbe le CO_2 dégagé pendant l'expérience.

Ce type de respiromètre [2] est le seul qui m'ait fourni une série de résultats probants, car il s'est avéré bien adapté pour le groupe ; plusieurs autres appareils de type manométrique ont été expérimentés sans succès. Dans quelques cas, les chambres à respiration présentaient simplement un volume trop vaste, étant donnée la taille des Triclades. Adaptés de la technique de Warburg qui consiste à mesurer la pression du gaz qui est absorbé en maintenant constant le volume gazeux de la chambre à respiration, ces petits respiromètres, modifiant ce dispositif original, ont l'avantage d'être très maniables et permettent d'effectuer des mesures dans la grotte elle-même. Très sensibles, ils doivent toujours être utilisés dans une enceinte dont la température demeure constante.

Un grand avantage de la méthode liée au respiromètre tient à la possibilité d'un enregistrement continu de l'intensité respiratoire en fonction du temps puisque, comme nous l'avons vu, les relevés sont possibles directement par lecture de la variation de l'index donnant autant de valeurs ponctuelles que de lectures. La méthode chimique ne fournit qu'une seule valeur globale ; elle est également plus longue.

3. *Expression des résultats*

La consommation d'oxygène par les Tricladres est relativement élevée ; elle s'exprime donc en ml d'O_2 absorbé pendant une heure rapporté au gramme-poids. En raison de la faible quantité de

1. Madame Louise Dresco, Maître de recherche au C.N.R.S., a bien voulu m'initier à l'étude de la respiration ; je tiens à la remercier pour l'aide matérielle et les judicieux conseils qu'elle m'a toujours très aimablement prodigués.

2. Monsieur le Professeur Etienne Wolff m'a signalé l'existence de ce type de chambre à respiration utilisée par les chercheurs de son laboratoire, ce dont je le remercie vivement.

Source : MNHN, Paris

matériel vivant dont je dispose, il n'est pas possible d'obtenir une série de mesures de poids sec. Les poids frais utilisés sont déterminés par double pesée à la micro-balance Mettler au 1/100e de mg, après séchage des Planaires sur papier filtre.

Pattee (1968 *b*) a établi les relations existant entre le poids sec et le poids frais chez quelques Planaires ; le second vaut quatre à sept fois le premier, pour les espèces qu'il a étudiées. Toutes mes mesures étant effectuées de façon semblable sont comparables, en dépit des erreurs absolues ; les poids frais des Triclades sont compris entre 1 et 54 mg. L'expression des résultats en ml $d'O_2$ absorbé par gramme et par heure (ml/g/h) permet d'établir directement des comparaisons entre animaux de taille et d'espèce différentes.

II. — *HISTORIQUE*

A partir de 1919, en une série de notes complémentaires (jusqu'en 1932), Hyman déterminait, par mesures chimiques essentiellement, la consommation $d'O_2$ de quelques Triclades épigés d'Amérique du Nord, soumis à l'action de différents facteurs. Ses travaux, en accord avec les conclusions de Child (1919), mettaient en évidence un certain nombre de points : le taux de consommation $d'O_2$ s'élève pendant le jeûne, quelques semaines après l'arrêt de l'alimentation. De même, lorsqu'une section est pratiquée en vue de la régénération, le taux de consommation $d'O_2$ s'accroît sous l'action de la blessure (ce que confirme Fraps, 1930). Il augmente ensuite pour atteindre chez l'individu régénéré une valeur comparable à celle des jeunes organismes. Cette dernière est variable selon les espèces ; les jeunes ont cependant toujours un métabolisme nettement supérieur à celui des grandes formes, adultes et vieux immatures.

Les mesures données par Shearer (1930) selon des méthodes manométriques sont effectuées sur *Polycelis nigra* et *Dendrocoelum lacteum*, ce qui correspond parfaitement aux conditions d'expérimentation de Krajnik (1922). Les résultats obtenus par ces deux auteurs diffèrent et sont difficiles à comparer. Le premier indique une intensité respiratoires de 0,42 ml/g/h, alors que le second, ne signalant pas les poids respectifs des individus, ramène les mesures à l'animal entier : 2,37 ml/h pour *D. lacteum* et 0,99 ml/h pour *P. nigra*.

L'existence d'un gradient métabolique antéro-postérieur, longtemps objet de controverses, a été infirmé par Løvtrup (1953) à la suite d'une étude de *Dugesia lugubris* effectuée par la technique du ludion de Linderstrøm Lang (1943) et Holter (1943). Cette même méthode, modifiée par Zeuthen (1943, 1950) a permis une analyse précise des variations du taux du métabolisme respiratoire de *Phagocata vitta* par Pedersen (1956) qui n'a pu noter d'influence significative liée à une section ou une blessure de l'animal, aux premiers stades de régénération, et pas davantage au jeûne. Flicklinger et Blount (1957) utilisent une méthode électrique et déterminent directement par polarographie le potentiel bioélectrique de *Dugesia dorotocephala*, confirmant les résultats de Løvtrup.

Blasing (1953) a étudié le métabolisme respiratoire des espèces *Crenobia alpina* et *Dugesia gonocephala* provenant de milieux différents puisque la première vit généralement en altitude dans les sources froides et la seconde en plaine. Il aboutit à la conclusion suivante : *D. gonocephala* est un eurytherme résistant à métabolisme « thermostable » pendant plusieurs heures ; *C. alpina* est beaucoup plus sensible, son métabolisme suit les moindres variations thermiques. Pattee (1965) a repris cette même étude basée sur la comparaison de l'importance de la réaction métabolique provoquée par le réchauffement et obtient des résultats voisins de ceux de Blasing. Toutefois, pour Pattee, *C. alpina* apparaît nettement moins sensible et moins strictement sténotherme d'eau froide que ne l'avaient signalé ses prédécesseurs, ce qu'il explique par la complexité de cette espèce et de *D. gonocephala* qu'il est possible de considérer comme la réunion de multiples « micro-espèces ».

Source : MNHN, Paris

III. — *RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX, VALEURS DU MÉTABOLISME RESPIRATOIRE*

Les taux de l'intensité respiratoire obtenus pour les formes obscuricoles ne prennent toute leur valeur qu'au terme d'une comparaison avec ceux qui résultent de mesures effectuées pour les espèces épigées ; c'est pourquoi il convient de débuter par l'étude de celles-ci.

1. *Métabolisme respiratoire de Triclades épigés*

a) *Polycelis felina*

Les animaux utilisés pour l'expérimentation proviennent du déversoir de l'étendue d'eau du Pesquet (Moulis). Leur poids varie de 1 mg à 17,6 mg.

Méthode chimique

Une première série de mesures a été effectuée à la température de 14°C et à l'obscurité ; ces mesures ont porté sur 37 lots différents d'individus. La valeur de la moyenne arithmétique de l'I. R. est calculée d'après les données consignées dans le tableau I (toutes les mesures utilisées pour l'obtention des différentes valeurs de l'I. R. sont réunies en appendice, Index III).

$$\overline{\text{I. R.}} = 0{,}224 \pm 0{,}016\ ^{1}\ \text{ml/g/h}$$

Je n'ai pas pu noter de différences significatives en relation avec la durée des expériences, celles-ci ayant varié de 12 à 42 heures. Les valeurs de l'I. R. pour un même individu après 12, 24, 36 et 42 heures de maintien en flacon d'expériences se montrent respectivement égales à 0,197 — 0,220 — 0,219 et 0,170 ml/g/h.

Une seconde série d'expériences a été effectuée à la température de 9°C. La valeur de la moyenne arithmétique de l'intensité respiratoire a été calculée d'après les données consignées dans le tableau I également.

$$\overline{\text{I. R.}} = 0{,}155 \pm 0{,}014\ \text{ml/g/h.}$$

Méthode manométrique

Quelques résultats comparatifs sont obtenus à partir des lectures effectuées sur une série de microrespiromètres. Les différences enregistrées sont moins importantes que celles indiquées par Pattee (1962, p. 48) pour sa comparaison des méthodes chimiques et manométriques employées pour la mesure de la consommation d'O_2 chez trois espèces de Triclades. Celle-ci est exprimée en mm^3 d'O_2 par heure et par individu ; les moyennes calculées sont rappelées ci-après pour mémoire :

Espèces	Température	Méthode chimique	Méthode manométrique
Dendrocoelum lacteum	12,5°C	4,04	5,33
Dugesia gonocephala	12,5°C	2,54	2,36
Crenobia alpina	5,5°C	0,158	0,217

1. Pour chaque mesure la valeur moyenne de l'intensité respiratoire $\overline{\text{I. R.}}$ est complétée par la valeur de l'erreur type de la moyenne.

Source : MNHN, Paris

Pour *Polycelis felina*, maintenue à l'obscurité et à la température de 14°C, j'ai effectué plusieurs expériences (les valeurs calculées sont reportées sur le tableau II). Une courbe moyenne est établie à partir des courbes élémentaires représentant chacune une série de mesures échelonnées d'heure en heure (figure 31, A, *P. f.*). Chaque point indique la consommation d'O_2, exprimée en µl, enregistrée pendant l'heure qui précède la lecture. Les résultats globaux sont reportés dans le tableau III. La moyenne arithmétique calculée est égale à :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}272 \pm 0{,}038 \text{ ml/g/h.}$$

b) Quelques mesures données à titre indicatif portent sur trois autres espèces épigées.

— *Dugesia tigrina*

Ces individus, tous asexués, ont été récoltés dans l'Ariège (Venerque, Haute-Garonne) avec *Dugesia gonocephala*. Quelques mesures d'intensité respiratoire, à 14°C, sont effectuées par méthode chimique :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}285 \pm 0{,}151 \text{ ml/g/h.}$$

D'autres résultent de la lecture des variations manométriques (tableau IV) :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}260 \pm 0{,}047 \text{ ml/g/h.}$$

— Pour *Dugesia gonocephala*, deux dosages chimiques ont indiqué, à 14°C, une valeur moyenne de l'intensité respiratoire égale à 0,349 ± 0,013 ml/g/h.

— *Dendrocoelum lacteum*

Cette espèce se rencontre aux environs de Toulouse ; son poids varie pour les sujets d'expérience de 7,7 à 25,1 mg.

Les résultats sont obtenus uniquement par la méthode de Winckler ; la moyenne arithmétique de l'intensité respiratoire à 14°C est calculée d'après les mesures reportées sur le tableau V :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}128 \pm 0{,}018 \text{ ml/g/h.}$$

2. *Métabolisme respiratoire de Triclades hypogés*

a) *Plagnolia vandeli*

Les mesures portent essentiellement sur des animaux capturés dans le gouffre du Plagnol de la Plagne ; quelques données sont relatives à des individus provenant de prélèvements effectués dans le sous-écoulement du Nert. Le poids des individus varie de 1 à 12 mg.

Méthode chimique

Les séries de valeurs obtenues sont reportées sur le tableau VI. Je n'ai pas noté de différences significatives en relation avec la provenance des individus de l'espèce étudiée.

Gouffre du Plagnol : $\overline{I.\ R.} = 0{,}033 \pm 0{,}022$ ml/g/h.

Sous-écoulement du Nert : $\overline{I.\ R.} = 0{,}036 \pm 0{,}010$ ml/g/h.

Toutes ces mesures ont été effectuées à l'obscurité et à la température de 9°C.

Méthode manométrique

Une série de dix respiromètres sur lesquels ont été relevées les variations de l'index d'heure en heure, a permis d'obtenir les valeurs de l'I. R. consignées dans le tableau VII.

Source : MNHN, Paris

La valeur moyenne de l'intensité respiratoire calculée pour une température de 14°C, à l'obscurité est :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}038 \pm 0{,}007 \text{ ml/g/h.}$$

La courbe moyenne établie d'après les données d'expériences est reportée sur la figure 31, A (*P. p.*).

b) Le métabolisme respiratoire a également été mesuré pour deux espèces de Planariidae hypogées = *Atrioplanaria delamarei* et *Phagocata vitta*. La première est recueillie dans une source temporaire à Durban (Ariège) et la seconde dans une source de la forêt de Callong (Aude).

Les taux obtenus pour *Atrioplanaria*, espèce de faible poids (0,4 à 4,1 mg), sont de ce fait élevés, comparés à ceux enregistrés pour d'autres espèces obscuricoles (tableau VII). La valeur moyenne calculée de l'intensité respiratoire à l'obscurité et à la température de 9°C est égale à $0{,}151 \pm 0{,}041$ ml/g/h ; à 14°C mesurée par méthode manométrique, cette même valeur moyenne atteint $0{,}284 \pm 0{,}059$ ml/g/h.

Enfin, quelques valeurs obtenues pour *P. vitta* dont les poids sont compris entre 3 et 6,2 mg (tableau VII) indiquent une valeur moyenne de l'intensité :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}144 \pm 0{,}024 \text{ ml/g/h.}$$

c) *Dendrocoelopsis* (*Amyadenium*) *chattoni*

Tous les individus ont été récoltés à Bas-Nistos (Hautes-Pyrénées), soit dans la grotte de l'Église, soit dans la galerie voisine ; leur poids se situe entre 14 et 59 mg.

Méthode chimique

Le tableau VIII indique les valeurs de l'intensité respiratoire obtenues pour des animaux maintenus à l'obscurité et à la température de 9°C. La moyenne arithmétique calculée est :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}033 \pm 0{,}004 \text{ ml/g/h.}$$

Méthode manométrique

A la température de 14°C, l'intensité respiratoire atteint la valeur moyenne de :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}055 \pm 0{,}006 \text{ ml/g/h.}$$

Les dix séries de mesures effectuées sont reportées sur le tableau IX. Le détail des valeurs est fourni à titre indicatif pour quelques individus.

d) Valeurs de l'intensité respiratoire pour quelques *Dendrocoelum* hypogés.

Les valeurs qui concernent l'intensité respiratoire de *Dendrocoelum tuzetae*, *D. regnardi* et *D. album* sont données comparativement, pour confirmer les résultats obtenus pour les deux espèces précédentes. Elles sont mesurées par méthode chimique (tableau X) à 9°C.

$\overline{I.\ R.} = 0{,}050 \pm 0{,}006$ ml/g/h pour *D. tuzetae*.

$\overline{I.\ R.} = 0{,}043 \pm 0{,}010$ ml/g/h pour *D. regnardi*.

$\overline{I.\ R.} = 0{,}049 \pm 0{,}002$ ml/g/h pour *D. album*.

Seule l'espèce *D. tuzetae* a été soumise à une étude par méthode manométrique. Cette espèce provient, comme *Phagocata*, de la source de la maison forestière de la forêt de Callong (Aude). *D. regnardi* a été récolté dans un puits d'Albi ; quant aux *D. album*, ils ont été maintenus en élevage pendant plusieurs semaines avant l'expérimentation et proviennent de la grotte de Planina (Yougoslavie). Les poids des deux dernières espèces sont voisins (30 à 50 mg) et nettement supérieurs à celui de *D. tuzetae* (6 à 17,5 mg).

Les résultats obtenus pour *D. tuzetae*, par la méthode manométrique à 14°C diffèrent peu de ceux fournis par le dosage chimique (tableau XI) :

$$\overline{I.\ R.} = 0{,}055 \pm 0{,}013 \text{ ml/g/h.}$$

Source : MNHN, Paris

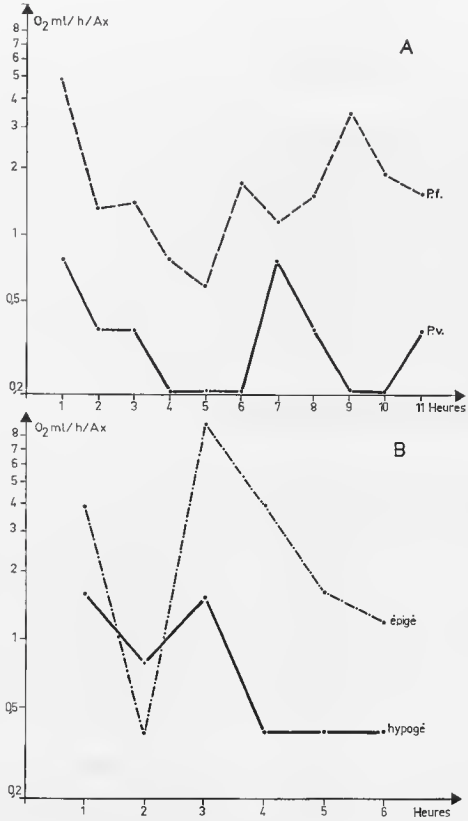


FIG. 31. — Consommation horaire d'O_2, par individu, en fonction du temps et pour une température de 14°C ; méthode manométrique. A — Courbes moyennes établies pour *Polycelis felina* (P. f.) et *Plagnolia vandeli* (P. v.). B — Cas particulier de deux espèces de même poids.

Source : MNHN, Paris

3. *Comparaison et discussion des résultats*

Les Paludicoles hypogés se prêtent mal à une étude expérimentale en raison de causes multiples, telles le petit nombre d'individus récoltés et la fragilité des espèces, mais aussi parce que leur faible tolérance aux variations de température cause, en deçà de 7° et au-delà de 14°C, de graves perturbations au niveau de la physiologie de l'animal. Celles-ci sont nettes et s'observent aisément *in vivo*, se traduisant par l'expulsion du pharynx hors de sa gaine, suivie de l'autotomie des individus. Un inconvénient majeur réside essentiellement dans le fait que, pour la plupart des formes, il n'est pas possible d'obtenir tous les stades successifs du développement, depuis le cocon jusqu'à l'adulte.

Les individus étudiés proviennent donc toujours de récoltes antérieures, ce qui entraîne une grande hétérogénéité dans les lots. Du nettes variations individuelles dues à des états physiologiques et biologiques différents se répercutent au niveau des mesures. Le fait de pouvoir disposer d'individus de même stade aurait évidemment permis d'obtenir des résultats plus homogènes et répartis par classes successives.

C'est pourquoi j'ai entrepris l'analyse de la variance (Lison, 1968) ou moyenne des carrés des écarts à la moyenne S^2 et de l'écart type S. Le coefficient de variation représente le rapport de l'écart type à la moyenne exprimé en pourcentage ; n équivaut au nombre de mesures ; s_m est l'erreur-type de la moyenne. Le calcul des paramètres statistiques des différentes séries de mesures est consigné dans le tableau 9.

Ces différentes séries de mesures sont ordonnées selon l'espèce considérée et en tenant compte de la température d'expérience et de la méthode employée.

TABLEAU 9. — *Calcul des paramètres statistiques des différentes séries de mesures.*

Espèces	Température et méthode	IR	DL (n — 1)	SC	CM = S^2	S	V	S_m
Polycelis felina.....	14° ; C	0,224	36	0,405301	0,011250	0,100	44 %	0,016
—	9° ; C	0,155	7	0,011919	0,001700	0,041	26 %	0,014
—	14° ; M	0,272	3	0,017624	0,005870	0,076	27 %	0,038
— (Nistos).....	9° ; C	0,175	12	0,352348	0,029362	0,170	97 %	0,047
Dendrocoelum lacteum.....	14° ; C	0,128	6	0,014288	0,002380	0,048	37 %	0,018
Plagnolia vandeli	9° ; C	0,033	15	0,007837	0,000522	0,022	66 %	0,005
—	14° ; C	0,034	9	0,001765	0,000196	0,014	41 %	0,004
—	14° ; M	0,038	9	0,004862	0,000540	0,023	60 %	0,007
— (Nert).....	9° ; C	0,036	7	0,006410	0,000916	0,030	83 %	0,010
Atrioplanaria delamarei.....	9° ; C	0,151	11	0,240647	0,021877	0,145	96 %	0,041
—	14° ; M	0,284	3	0,042374	0,014124	0,118	41 %	0,059
Phagocata vitta (Callong)....	9° ; C	0,144	4	0,012328	0,003082	0,054	37 %	0,024
Dendrocoelopsis chattoni.....	9° ; C	0,033	16	0,004895	0,000305	0,017	51 %	0,004
—	14° ; M	0,055	9	0,003922	0,000435	0,020	36 %	0,006
Dendrocoelum tuzetae	9° ; C	0,050	9	0,004507	0,000500	0,022	44 %	0,006
—	14° ; M	0,055	5	0,005095	0,001019	0,032	58 %	0,013
— *regnardi*.....	9° ; C	0,043	9	0,010385	0,001153	0,034	79 %	0,010
— *album*.....	9° ; C	0,049	3	0,000090	0,000030	0,054	11 %	0,002

Source : MNHN, Paris

Dans un premier temps j'ai voulu vérifier si toutes les données étaient comparables, d'une part malgré l'utilisation de deux méthodes différentes mais à température semblable et, d'autre part, bien que la majorité des mesures aient été effectuées à deux températures différentes (9 et 14°C).

a) *Influence de la température*

Il est bien connu que l'intensité respiratoire varie proportionnellement à la température. Toutefois, les différences enregistrées peuvent être ou non significatives, ainsi que le met en évidence le test d'homogénéité.

Ce test permet de comparer les résultats obtenus pour le taux du métabolisme d'une même espèce, placée dans de semblables conditions d'expérimentation, mais à différentes températures.

Les deux espèces *Polycelis felina* et *Plagnolia vandeli* ont fait l'objet de ce test.

Pour *Polycelis felina*, les valeurs de l'intensité respiratoire mesurées à 14°C ($\overline{I.\ R.}$ = 0,224 ml/g/h) et à 9°C ($\overline{I.\ R.}$ = 0,155 ml/g/h) ne révèlent entre elles aucune différence significative. En effet, j'ai calculé la variance standard et le seuil *t* qui a été comparé au *t* de Student pris dans les tables. $\sigma_2 = 0{,}00970$; $S_2d = 0{,}00147$; t = 1,855 ; t Student = 2,021 (probabilité à 0,05).

Pour *Plagnolia vandeli*, les résultats obtenus pour les valeurs moyennes de l'intensité respiratoire à 9°C ($\overline{I.\ R.}$ = 0,033 ml/g/h) et à 14°C ($\overline{I.\ R.}$ = 0,034 ml/g/h) sont très proches. $\sigma_2 = 0{,}00040$; $S_2d = 0{,}00065$; t = 0,125 ; t Student = 2,06 (probabilité à 0,05).

Il n'existe donc aucune différence significative entre les valeurs de l'$\overline{I.\ R.}$ mesurées pour des Triclades maintenues à des températures comprises entre 9° et 14°C, ce qui fournit la possibilité de considérer comme comparables les taux métaboliques des individus du même taxon placés à différentes températures.

b) *Influence de la méthode*

Une récente étude de Lawton et Riehards (1970) a montré qu'il n'existe pas de différences significatives entre les valeurs obtenues pour l'$\overline{I.\ R.}$ des Invertébrés aquatiques (larves d'Odonates et Mollusques Prosobranches) en fonction des méthodes utilisées : technique du ludion, du Warburg, de Winkler.

Aussi, comme pour la température, ai-je réalisé un test d'homogénéité pour comparer les moyennes des deux séries de mesures effectuées.

Polycelis, à 14° et à l'obscurité, présente une $\overline{I.\ R.}$ de 0,224 (méthode chimique) ou de 0,272 ml/g/h (méthode manométrique).
$\sigma_2 = 0{,}010844$; $S_2d = 0{,}0030$; t = 0,864 ; t Student = 2,021 (probabilité à 0,05).

Plagnolia dans des conditions analogues montre une $\overline{I.\ R.}$ de 0,034 (méthode chimique) ou 0,038 ml/g/h (méthode manométrique).
$\sigma_2 = 0{,}006627$; $S_2d = 0{,}000073$; t = 0,47 ; t Student = 2,10 (probabilité à 0,05).

Les différences, en relation avec les méthodes, entre les valeurs calculées pour l'$\overline{I.\ R.}$ de Triclades ne sont donc pas non plus significatives.

c) *Variations de l'intensité respiratoire en fonction du poids*

La consommation d'oxygène est étroitement liée à la taille et au poids des animaux, ainsi que le démontre Zeuthen (1947 et 1953). Il est reconnu que les individus de petite taille, donc de poids plus faible, possèdent en général un métabolisme respiratoire plus élevé que ceux de poids supérieur.

Mes résultats viennent confirmer ces données générales comme il apparaît sur la figure 32. Il est possible de comparer les valeurs obtenues pour les deux espèces *Polycelis felina* et *Plagnolia*

Source : MNHN, Paris

vandeli dont les poids sont semblables et qui sont représentées par des individus asexués ; *Dendrocoelum lacteum* et *D. tuzetae* sont également comparables.

Les valeurs moyennes de poids et de consommation d'O_2 ont été calculées pour quelques espèces (tableau 10).

TABLEAU 10. — *Valeurs moyennes du poids et de la consommation d'oxygène de différentes espèces de Triclades.*

Espèces	Moyenne poids mg	Moyenne consom. O_2 µl/ind.	I. R.	Nombre de mesures
Espèces épigées :				
Polycelis felina	6,5	1,3	0,22	37
Dendrocoelum lacteum	16,1	2	0,12	7
Espèces hypogées :				
Plagnolia vandeli	6,9	0,2	0,03	16
Atrioplanaria delamarei	1,8	0,17	0,15	12
Dendrocoelum regnardi	36,3	1,5	0,04	10
Dendrocoelum tuzetae	12,6	0,6	0,05	10
Dendrocoelopsis chattoni	23,1	0,7	0,03	17

A poids sensiblement égaux les espèces hypogées montrent une consommation d'oxygène toujours très nettement inférieure à celle des formes épigées.

Les variations de la consommation d'oxygène en fonction du poids de l'animal suivent la relation $O_2 = a\,Pb$ soit en coordonnées logarithmiques : $\log O_2 = \log a + b \log P$. Lorsque $P = 1$, le coefficient a représente l'I. R. d'individus pesant l'unité de masse choisie qui s'obtient à partir de l'ordonnée à l'origine de la droite de régression construite sur les points expérimentaux correspondant aux mesures effectuées (figure 32). Pour les espèces hypogées, le coefficient de corrélation est toujours très faible.

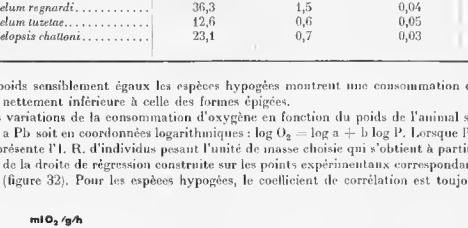


FIG. 32. — Variations de la consommation d'O_2, exprimée en ml/g/h, chez *Polycelis felina*, en fonction du poids ; coefficient de corrélation = 0,70 ± 0,08.

Source : MNHN, Paris

d) *Variations de l'intensité respiratoire en fonction du temps*

L'enregistrement continu de l'I. R. en fonction du temps est possible avec des mesures par méthode manométrique. Les lectures, heure après heure, rendent compte des variations de la consommation d'un animal pendant la durée de l'expérience. Les moyennes d'une série de valeurs obtenues pour *Polycelis felina* (*P. f.*) ont été reportées sur le graphique A de la figure 31 où sont consignées également les valeurs moyennes de la consommation horaire de quelques *Plagnolia vandeli* (*P. v.*).

TABLEAU 11. — *Comparaison de la consommation d'oxygène (exprimée en µl) de deux espèces de Triclades en fonction du temps.*

Temps	Espèce épigée	Espèce hypogée
1re heure	3,925	1,570
2e —	0,392	0,785
3e —	9,027	1,570
4e —	3,925	0,392
5e —	1,570	0,392
6e —	1,177	0,392

De façon à enregistrer des données parfaitement comparables trois microrespiromètres ont été mis en expérience ; cet exemple (tableau 11) fournit le graphique B comportant les courbes établies pour deux espèces de même poids (24 mg) l'une épigée, l'autre hypogée.

Il apparaît après la première heure pendant laquelle la consommation d'O_2 est toujours élevée une chute plus ou moins forte et durable selon les cas. Par la suite, l'intensité respiratoire semble se stabiliser ; j'ai pu observer toutefois des périodes pendant lesquelles la consommation de O_2 pouvait être nulle.

Pourriot et Deluzarches (1970) notent, chez les Rotifères qu'ils étudient que l'allongement de la durée d'expérience entraîne simultanément la diminution de la concentration en O_2 du milieu et l'action de l'influence du jeûne sur les animaux. Ce dernier facteur ne peut intervenir pour les Triclades.

e) *Distribution des valeurs de l'intensité respiratoire*

L'étude de la distribution des points correspondants aux différentes valeurs de l'I. R. pour six des espèces analysées, reportés sur la figure 33, permet de conclure que le métabolisme respiratoire est nettement moins élevé chez les espèces hypogées que chez les formes épigées voisines ; et pas seulement à poids et taille semblables car les valeurs les plus élevées de l'I. R. des premières sont encore inférieures aux plus petites valeurs obtenues pour les secondes.

Les nuages de points se situent de part et d'autre d'une valeur moyenne qui peut être considérée comme limite supérieure pour l'intensité respiratoire des formes hypogées et limite inférieure pour les formes épigées ; cette limite est de l'ordre de 0,09 à 0,10 ml/g/h.

La valeur moyenne calculée de l'intensité respiratoire est quatre à sept fois supérieure chez les espèces épigées à ce qu'elle est chez les hypogées et ceci apparaît comme un phénomène général dans le domaine souterrain, tout au moins pour les Invertébrés.

En effet, un certains nombre de données relatives au métabolisme respiratoire des animaux obscuricoles rend compte des exigences physiologiques de ces formes, étudiées dès le début du siècle. Des résultats concordants ont été obtenus pour différents groupes.

Des Décapodes américains, *Cambarus setosus* Faxon (Smallin's cave) et *C. rusticus* Girard (forme épigée), montrent une égale sensibilité au manque d'oxygène, mais la première espèce possède, selon Burbanck, Edwards et Burbanck (1948) une intensité respiratoire trois fois inférieure à la seconde.

Source : MNHN, Paris

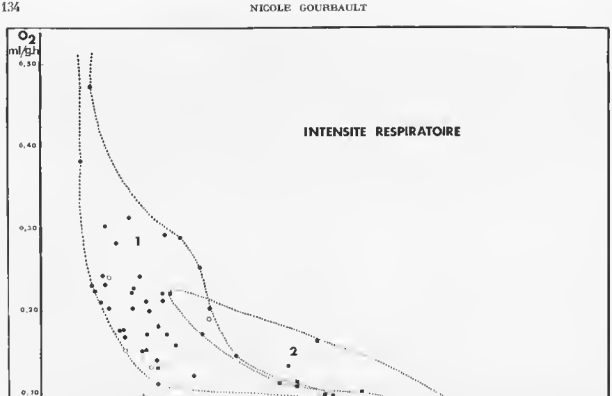


FIG. 33. — Variations de l'intensité respiratoire (IR) en fonction du poids chez différentes espèces de Triclades. La valeur moyenne de 0,09 ml/g/h correspond à la limite inférieure de l'IR des formes épigées (1 = *Polycelis felina* et 2 = *Dendrocoelum lacteum*) et limite supérieure de l'IR des formes hypogées (3 = *Plagiolia vandeli*, 4 = *Dendrocoelopsis chattoni*, 5 = *Dendrocoelum tuxelae* et 6 = *Dendrocoelum regnardi*).

Jegla (1964) note pour *Orconectes pellucidus*, à yeux réduits, une intensité respiratoire de 0,035 ml/g/h et pour *C. bartoni*, espèce épigée dont certaines sous-espèces ont été trouvées dans des grottes, une valeur deux fois et demi supérieure, soit 0,090 ml/g/h. Dans ce cas les animaux étaient maintenus inactifs pendant l'expérience. Les données concernant les Amphipodes sont essentiellement dues à Deronet (1949, 1953) et à Wautier et Troiani (1960). La première indique pour l'intensité respiratoire de *Gammarus pulex* calculée par mesure chimique à 10°C des valeurs comprises entre 0,2 et 0,3 mg/g/h et 0,02 à 0,04 mg/g/h pour l'espèce hypogée *Niphargus orcinus virei*. Les seconds auteurs obtiennent des résultats qui sont comparables pour les Gammares, mais supérieurs pour les *Niphargus* de quelques 10 à 15 %.

L'Isopode sphéromien hypogé *Caecosphaeroma burgundum* possède une intensité respiratoire de 0,01 à 0,025 mg/g/h alors que celle de l'espèce marine littorale *Sphaeroma serratum* varie de 0,1 à 0,3 mg/g/h (Dresco-Derouet, 1959).

Les Crustacés hypogés présentent donc en moyenne une intensité respiratoire cinq à quinze fois inférieure à celle des espèces épigées de taille comparable ; cette marge de variation s'avère plus restreinte dans le cas des Triclades puisque la valeur maximale de l'intensité respiratoire des formes hypogées n'est que quatre à sept fois inférieure au taux minimum de l'intensité respiratoire mesurée pour les espèces épigées.

Source : MNHN, Paris

IV. — *ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE*

Deux facteurs essentiels, basse température et obscurité, ont pendant longtemps été considérés comme facteurs déterminant la faible intensité respiratoire des formes hypogées. En fait, les études des auteurs précédemment cités montrent que, pour les Crustacés en particulier, le métabolisme relatif des cavernicoles est propre à ces formes et que l'influence incontestable des conditions externes, qui s'exerce aussi bien sur les espèces hypogées qu'épigées, n'entraîne pas de modifications profondes. Le fait que le métabolisme respiratoire ne soit pas une conséquence directe de l'action des facteurs externes amène Dresco-Derouet (1959, p. 331) à conclure : « Le faible métabolisme respiratoire des cavernicoles n'est donc pas seulement une conséquence immédiate des facteurs du milieu, mais le résultat d'une longue adaptation d'animaux qui, initialement, devaient être déjà plus ou moins préadaptés à de telles conditions de vie ».

J'ai voulu vérifier si ces conclusions pouvaient s'appliquer également aux Paludicoles.

1. *Action de la température*

La température influe sur le métabolisme respiratoire de façon directement proportionnelle puisqu'une élévation de la température conditionne une augmentation de l'intensité respiratoire. Toutefois Newell (1966) suggère qu'il peut exister une valeur assez stable comprise entre deux limites (7,5° et 20°C) où se situe un palier correspondant au métabolisme de base des poïkilothermes, relativement indépendant de la température. Davies et Tribe (1969) observent le phénomène général de l'influence de la température chez des Mollusques et Crustacés marins. Lasserre et Renaud-Mornant (1971) concluent qu'entre 10 et 22°C l'I. R. d'un Crustacé interstitiel varie peu.

Chez les formes obscuricoles Wantier et Troiani (*op. cit.*) indiquent les variations de l'I. R., pour *Niphargus orcinus virei*, entre 1°C (= 64 mm³/g sec/h) et 26°C (= 776 mm³/g sec/h). La courbe obtenue laisse apparaître que jusqu'à 10°C environ les consommations augmentent au fur et à mesure que la température croît ; de 10 à 20°C la courbe forme un palier montrant que le métabolisme respiratoire, entre ces deux limites, n'est guère influencé par la température ; enfin, à partir de 20°C, on voit les consommations croître à nouveau avec la température.

Les Triclades suivent la règle générale :

— *Polycelis felina*, pour un poids de 6,5 mg, présente une intensité respiratoire égale à 0,120 à 9°C, 0,190 à 11,5°C, 0,207 à 14°C, exprimée en ml/g/h et mesurée par méthode chimique.

— De même, chez *Plagnolia vandeli*, pour un même poids de 6,5 mg, l'I. R. calculée par méthode chimique est égale à : 0,018 à 9°C, 0,028 à 11,5°C, 0,032 à 14°C. L'étude des résultats expérimentaux exposés précédemment montre les variations individuelles observées pour quelques espèces.

— Les données écologiques font apparaître la préférence des Triclades hypogés pour les basses températures. Toutes les indications relevées tant dans la littérature [1] que lors de mes divers prélèvements tendent à situer la température moyenne préférentielle dans un intervalle compris entre 8 et 11°C. Les températures extrêmes que j'ai notées se situent pour *Plagnolia vandeli* dans la grotte de Riusec (= 5°C) et pour *Dendrocoelum polymorphum* au niveau des puits du littoral de la mer Noire, en Dodroudja (=16°C).

1. Hubault (1931) récolte *Dendrocoelum collini* dans des sources de l'Est de la France dont la température varie, lors des captures, de 10,5° à 11°C. Pour *D. mrazeki* la température de l'eau est de 6,5 à 8,7°C ; 6,6 à 9,2°C pour *D. bohemicum* ; 8,8 à 11,9°C pour *D. agile*.

Source : MNHN, Paris

2. *Action de la lumière*

Alors que les Triclades hypogés présentent une zone thermique étroite les classant parmi les sténothermes d'eau froide, ils semblent peu sensibles à l'action de la lumière. En effet, certaines espèces se récoltent en front de sources, d'autres dans la partie éclairée des grottes, d'autres enfin, mais très rarement, dans les cours d'eau subaériens. Cependant, la lumière est toujours diffuse et les animaux, en raison de leur tendance à se dissimuler sous la face inférieure des pierres ou à l'intérieur des sédiments, n'y restent exposés que quelques instants.

En ce qui concerne les autres groupes hypogés nous savons que, chez *Niphargus*, l'action de la lumière se fait sentir par une faible activation du métabolisme (Dresco-Derouet, 1959). Selon Wautier et Troiani (1960) l'influence de ce facteur est plus nette puisqu'il entraîne une augmentation de consommation d'O_2 de 72,2 % pendant la première heure et de 68,2 % pendant la seconde heure. Des résultats également contradictoires sont fournis par l'étude de l'influence de l'éclairement sur la respiration d'espèces épigées du zooplancton. Récemment, Pourriot et Delmarches (1970, p. 238) notent que chez les Rotifères « les écarts observés entre la quantité d'O_2 consommée à la lumière et celle consommée à l'obscurité sont généralement inférieurs ou égaux au degré de confiance accordé à la technique utilisée ».

J'ai soumis deux lots de *Plagnolia vandeli* et *D. chattoni* à la lumière et à la température de 14°C, durant dix heures. Pour les *Plagnolia*, la consommation d'O_2, très élevée pendant les deux premières heures pour la majorité des individus, semble stoppée ensuite. Au contraire, les secondes montrent une consommation sensiblement égale au cours de l'expérience.

La valeur moyenne de l'intensité respiratoire est calculée d'après les mesures reportées sur le tableau XII (un exemple de consommation horaire est détaillé pour les deux espèces).

Plagnolia vandeli : $\overline{I.\ R.} = 0{,}066 \pm 0{,}009$ ml/g/h.

D. (Amyadenium) chattoni : $\overline{I.\ R.} = 0{,}069 \pm 0{,}002$ ml/g/h.

Les écarts relevés entre la quantité d'O_2 consommée à la lumière et celle consommée à l'obscurité, dans les mêmes conditions de température et mesurée avec la même méthode, sont peu importants pour *D. chattoni*. L'$\overline{I.\ R.}$ à l'obscurité est de 0,055 ml/g/h ; le seuil calculé 1,60 est inférieur au t lu dans les tables = 2,14 (probabilité à 0,05). Au contraire, pour *P. vandeli*, la différence s'avère significative ; l'$\overline{I.\ R.}$ à l'obscurité est de 0,038 ml/g/h, $t = 2{,}29 > 2{,}10$ (probabilité à 0,05).

Comme pour les *Niphargus* (Ginet, 1960), il est possible de noter que la réaction des Triclades à la lumière se traduit par une augmentation de l'activité motrice qui va entraîner en conséquence un accroissement de l'I. R.

L'action de la lumière sur les Planaires hypogées n'est pas aussi nocive que l'on a voulu le reconnaître ; à moins d'être exposés à une forte intensité, les individus ne présentent aucune lésion imputable à ce facteur.

J'ai pu conserver normalement *D. chattoni* dans la grotte-laboratoire et observer la régénération de *Plagnolia*, alors que ces deux lots d'espèces hypogées étaient soumis à une lumière intermittente à cycle de 12 heures et 40 lux d'intensité en lumière rouge, 100 à 200 lux en lumière blanche [1].

3. *Action d'une section ; métabolisme respiratoire de Triclades en régénération*

Comme je l'ai déjà signalé, le problème de l'existence d'un gradient métabolique antéro-postérieur (théorie de Child) a longtemps fait l'objet de nombreuses controverses. Reprenant cette hypo-

1. Monsieur Jacques P. Durand, Attaché de recherche (Laboratoire souterrain du C.N.R.S.) a toujours mis à ma disposition ses installations techniques en grotte, ce dont je le remercie, ainsi que de son aide.

Source : MNHN, Paris

thèse, j'ai effectué une série de mesures sur des fragments de *Plagnolia vandeli* en régénération. Les animaux sont sectionnés à différents niveaux le long de l'axe antéro-postérieur ; les sections se situent respectivement au tiers, à la moitié, ou aux deux tiers du corps de la Planaire. Dans le tableau XIII sont consignées les mesures de la consommation d'O_2 qui permettent le calcul de la valeur moyenne de l'intensité respiratoire d'un fragment après section.

Fragments antérieurs, $\overline{I.\ R.} = 0{,}057 \pm 0{,}019$ ml/g/h.
Fragments postérieurs, $\overline{I.\ R.} = 0{,}046 \pm 0{,}12$ ml/g/h.

$t = 0{,}48 < 2{,}12$ (probabilité à 0,05).

Aucune différence significative n'apparaît dans les variations du taux du métabolisme ; comme il est de règle générale, celui-ci est plus élevé pour les fragments de petite taille. Le fait que les parties postérieures demeurent moins actives que celles qui conservent une tête peut rendre compte des différences notées. Les mesures fragmentaires qu'il m'a été possible d'obtenir tendent à prouver l'inexistence d'un gradient métabolique antéro-postérieur décelable par cette méthode d'approche, comme cela a pu être démontré chez *Phagocata* (Pedersen, 1956). Les résultats obtenus pour les valeurs de l'I. R. de régénérats de *Plagnolia vandeli* (= 0,052 ml/g/h) et de Planaires intactes (= 0,036 ml/g/h) placées dans des conditions analogues ne présentent pas non plus de différence significative ($t = 1{,}51 < 2{,}02$, probabilité à 0,05).

V. — *CONCLUSION*

Comme la majorité des animaux hypogés étudiés jusqu'à présent, les Triclades obscuricoles dont j'ai pu mesurer l'intensité respiratoire présentent un net ralentissement du métabolisme. Quelles que soient les conditions physiologiques, pour des animaux de poids semblables placés dans des conditions analogues, le taux de l'intensité maximale des espèces hypogées est encore quatre à sept fois inférieur au taux d'intensité minimal des formes épigées.

L'influence de certains facteurs écophysiologiques sur le métabolisme respiratoire d'Invertébrés épigés est reconnue d'ores et déjà comme il apparaît dans la littérature. Chez un grand nombre d'espèces de divers groupes, le régime alimentaire ne semble pas toujours responsable des variations constatées entre taxa carnivores et ceux dont l'alimentation est strictement à base de débris végétaux. De même, les conditions d'éclairement agissent de manière différente, selon l'espèce considérée. En revanche, la température influe de façon directement proportionnelle sur l'intensité respiratoire ; la nature du milieu, essentiellement la teneur en CO^2, peut également rendre compte des taux différents du métabolisme.

Toutefois, chez les Triclades, tous ces facteurs dont l'influence est en général incontestable sur la consommation d'oxygène ne peuvent entraîner la transformation du type métabolique caractéristique des hypogés. C'est pourquoi Vandel (1964, p. 407) réfute que le métabolisme extrêmement ralenti soit une « adaptation » aux conditions du milieu souterrain mais pense qu'il représente une manifestation de « *sénilité phylétique* ».

Phénomène indéniable, le ralentissement du métabolisme des Paludicoles hypogés peut donc être en partie tenu pour responsable de l'allongement des valeurs enregistrées pour la durée des diverses manifestations d'ordre biologique, tout particulièrement de la régénération, des phases successives de la reproduction sexuée et de la longévité exceptionnelle de ces formes.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE

L'essentiel des données biologiques rassemblées repose sur les élevages ; les observations effectuées sur le terrain permettent de vérifier les résultats d'expériences.

I. La reproduction sexuée fait l'objet d'une étude particulière car il semble que ce mode de reproduction soit le plus répandu, si l'on tient compte que les Triclades hypogés récoltés sont généralement sexués et appartiennent pour la plupart à la famille des Dendrocoelidae qui présentent un faible pouvoir de régénération.

— On note peu de différences au niveau des organes génitaux ; les ovaires des espèces hypogées possèdent un nombre de cellules peu élevé et de grande taille.

— La copulation s'observe régulièrement chez les espèces hypogées où elle dure toujours plusieurs heures, alors qu'elle n'est que de quelques minutes chez les épigées. Les accouplements peuvent se succéder à brefs intervalles chez deux mêmes individus et se produisent en général tout au long de l'année.

La ponte des cocons a été obtenue ; les cocons, ellipsoïdaux ou sphériques selon les espèces, sont peu pigmentés et dépourvus de pédoncule.

— La période de ponte s'avère différente suivant les espèces hypogées ; certaines (telle *A. delamarei*) présentent un cycle saisonnier et la ponte s'échelonne de février à mars, les autres déposent leurs cocons indépendamment de la saison.

— Alors que le développement embryonnaire en lui-même ne diffère pas chez les Triclades, il convient de noter que le temps requis pour l'éclosion des cocons des espèces hypogées est plus long que celui nécessaire à l'éclosion des cocons d'espèces épigées voisines. La durée du développement embryonnaire est de deux à dix semaines chez les dernières, de deux à six mois pour les premières.

— Le nombre de jeunes par ponte est faible (toujours inférieur à 8) ; leur taille très variable est comprise entre 0,7 et 4,5 mm.

— La croissance est lente ; elle demande deux années pour *D. chattoni* et neuf mois pour *P.* (*Fonticola*) *vitta*.

— La longévité des hypogés est supérieure à celle des épigés.

II. La reproduction asexuée ne semble pas fréquente dans le milieu souterrain, toutefois certaines souches de *P. vitta* présentent cet unique mode de reproduction ; *Plagnolia vandeli* en une seule station possède une forte proportion de régénérats, alors que partout ailleurs le mode de reproduction sexuée paraît être la règle.

Les modalités de la division spontanée et le niveau du plan de scission sont analogues chez les Triclades épigés et hypogés.

L'influence de la température est moins sensible chez ces dernières : le pourcentage de scissions le plus élevé est obtenu pour *Plagnolia* maintenue à la température de 11-12°C ; pour *Phagocata*, les races asexuées présentent ce seul mode de reproduction quelle que soit la température d'élevage ; au contraire les races sexuées, qui se maintiennent plus difficilement à 13-17°C, ne se scindent pas.

Source : MNHN, Paris

La régénération est intimement liée au phénomène précédent car ne peuvent posséder un mode de reproduction asexué que les seules espèces à pouvoir de régénération totale, c'est-à-dire chez lesquelles n'importe quel fragment du corps régénère un individu complet.

— Les processus de la régénération sont semblables du point de vue morphologique chez toutes les espèces considérées.

— Les sujets en expérience, étudiés sur le vivant et sur clichés photographiques, montrent des variations de forme et de taille en cours de régénération. Les courbes traduisant la vitesse de régénération du blastème laissent apparaître clairement les différences qui se manifestent entre les espèces : la durée de régénération est la plus courte pour l'espèce épigée *P. felina* (quinze jours) ; en revanche, *Fonticola* exige un temps trois fois supérieur pour régénérer et *Plagnolia* et *Amyadenium* une durée six fois supérieure.

— L'étude histologique rend compte de la lente migration des néoblastes chez les formes hypogées.

III. Une différence d'intensité du métabolisme entre espèces épigées et hypogées peut expliquer en partie le ralentissement général des divers phénomènes biologiques chez ces dernières.

Les taux de l'intensité respiratoire observés pour les formes hypogées ne prennent toute leur valeur qu'au terme d'une comparaison avec ceux qui découlent de mesures effectuées pour les espèces épigées :

$$0{,}15 \leqslant \text{I. R.} \leqslant 0{,}22 \text{ pour } P.\ felina,$$
$$0{,}03 \leqslant \text{I. R.} \leqslant 0{,}05 \text{ pour la plupart des Triclades hypogés.}$$

Ces données expérimentales sont tributaires des récoltes. De ce fait, une importante hétérogénéité s'observe parmi les lots d'individus et en découlent de nettes variations individuelles, dues à des états physiologiques et biologiques différents, qui se répercutent sur les mesures.

— L'influence de la température à laquelle ont été faites ces mesures et celle de la méthode ont été testées (t de Student) ; les différences enregistrées ne se montrent pas significatives.

— L'I. R. varie en fonction du poids de l'animal et de la durée de l'expérience.

— Quelles que soient les conditions physiologiques, il apparaît qu'à température semblable la valeur moyenne calculée de l'I. R. est quatre à sept fois inférieure chez les espèces hypogées à ce qu'elle est chez les espèces épigées. Les valeurs les plus élevées de l'I. R. des premiers sont encore plus faibles que celles des plus petites valeurs obtenues pour les secondes. Les nuages de points se situent de part et d'autre d'une valeur moyenne de l'ordre de 0,09 à 0,10 ml/g/h.

— L'action des facteurs température et lumière, qui s'exercent aussi bien chez les formes épigées, n'entraîne pas de modifications profondes du métabolisme respiratoire.

Enfin il n'apparaît pas non plus chez les Triclades hypogés de variations métaboliques traduisant l'existence d'un gradient antéro-postérieur.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY OF THE SECOND PART

The most important biological data herein have been obtained from animals which have been reared in the subterranean laboratory. Field observations enabled the author to check her experimental results.

I — Particular attention has been given to sexual reproduction. This seems to be the most common reproductive process among the species collected. In fact most of the hypogeous triclads are found sexually mature and belong to the Dendrocoelidae which display a very reduced power of regeneration.

Very few differences are noted in the genital apparatus of hypogeous and epigeous species. In hypogeous forms the ovaries produce a reduced number of large-sized cells. Copulation occurs frequently and lasts several hours contrasting with that of epigeous forms in which it lasts a few minutes only. Mating may occur repeatedly and frequently between two individuals, at any time of year.

Breeding and egg-laying were observed. Cocoons are ellipsoidal or spherical according to species, slightly pigmented and lacking a peduncle. Breeding period is different among hypogeous species. Some (such as *A. delamarei*) follow a seasonal cycle and egg-laying takes place from February to March, others may lay eggs at any time of year.

Even though the course of embryonic development is the same for all triclads, it is important to note that it is much slower for hypogeous species. Two to six months are needed for full development of hypogeous forms, whereas only two to six weeks are necessary for epigeous species.

The number of youngs hatching from every cocoon is low (always less than eight) ; their length ranges between 0,7 and 4,5 mm.

Growth is slow. Two years are necessary to attain full size in *D. chattoni* and six months for *P.* (*Fonticola*) *vitta*.

Longevity is greater in hypogeous species than in epigeous species.

II — Asexual reproduction does not occur frequently in the subterranean environment, however it is the only method of reproduction of some strains of *P. vitta*. Some *Plagnolia vandeli* collected from one unique station may produce a high proportion of individuals by regeneration, but at all other stations sexual reproduction is the common rule.

The mechanism of fission and the level of the fission plane are similar in all epigeous and hypogeous triclads.

For the latter species temperature is a factor of less importance than in the epigeous forms. The highest percentage of fission occurs at 11-12°C for *Plagnolia*, but in asexual varieties of *Phagocata* fission is not affected by the temperature at which they are maintained. In contrast, sexual strains which are unable to tolerate a temperature of 13 to 17° C do not undergo fission.

The regeneration process is closely related to the above phenomenon. In fact, asexual reproduction occurs only in species for which regeneration is possible, i. e. in which any separated portion of the body can regenerate a complete and new individual.

The regeneration processes are morphologically similar in all the species studied. Regeneration was observed in living experimental specimens and many photographs were taken. They show

Source : MNHN, Paris

variations of size and shape during the regenerating process. Curves constructed up from data on the speed of regeneration of the blastema clearly display great disparity between the different species ; fastest regeneration occurs in the epigeous species *P. felina* where it takes only fifteen days. It is three times slower for *Fonticola* species, and six times for both *Plagnolia* and *Amyadenium*.

Histological sections have demonstrated that the migration of neoblasts is very slow in hypogeous forms.

III — Great differences in metabolic rates of epigeous and hypogeous species were observed by the author. These differences could explain the general slowness of biological phenomena observed in these species.

The following results were obtained :

$0.15 \leqslant$ R. R. $\leqslant 0.22$ for *P. felina* (epigeous),
$0.03 \leqslant$ R. R. $\leqslant 0.05$ for most of the hypogeous species.

In the interpretation of these experiments the fact that most of the specimens were collected at random in the natural environment has to be taken into account. The considerable diversity observed among groups of specimens results from individual variation due to different physiological and biological characters of each animal. Both the method used and the influence of temperature have been tested (*t* of Student), the effects are not significant.

The R. R. varies according to the weight of the animals and the length of the experiment. Independently of physiological conditions, and for the same temperature, the mean value of respiration is four to seven times lower in hypogeous species than in epigeous ones. The highest values obtained for the former are even lower than the lowest obtained for the latter. The clusters of points are located in the vicinity of a mean value of 0.09 to 0.10 ml/g/h.

Factors such as temperature and light, which regularly influence both the epigeous and the hypogeous species, do not affect the respiratory rate of the hypogeous species significantly.

The lack of variation in metabolism suggests the absence of any antero-posterior gradient.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

RECHERCHES ÉCOLOGIQUES

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 145

Chapitre I. — HABITATS DE QUELQUES TRICLADES PALUDICOLES ÉPIGÉS

I. Rappel de données classiques concernant l'écologie des Triclades épigés ; influence des principaux facteurs 146
1. La température 146
2. La vitesse du courant 147
3. Les facteurs chimiques 148
4. La faune accompagnatrice 149
II. — Étude de quelques biotopes pyrénéens 149
1. Dispersion ; exemple de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées) 150
2. Stations au contact des biotopes souterrains étudiés 151
a) Le Nert 151
b) L'Escalette 154
c) Résurgences de Bernatas 156
3. Conclusion 158

Chapitre II. — DIFFÉRENTS HABITATS DE TRICLADES PALUDICOLES HYPOGÉS

I. — Les eaux souterraines continentales 159
1. Terrains perméables en petit 159
2. Terrains perméables en grand 160
II. — Présence des Triclades dans les terrains perméables en petit 160
1. Recherches biologiques concernant ces terrains 160
2. Historique des recherches limitées aux Triclades 161

Source : MNHN, Paris

III. — Présence des Triclades dans les terrains perméables en grand 162
1. Études biologiques des karsts 162
2. Historique des recherches concernant les Triclades 162
IV. — Conclusion 163

Chapitre III. — HABITATS DES TRICLADES EN MILIEU PERMÉABLE EN PETIT

I. — Le sous-écoulement des rivières 164
1. Le sous-écoulement du Nert 164
a) Faunistique 165
b) Caractéristiques physico-chimiques des eaux du sous-écoulement 165
c) Étude du peuplement par les Planariidae 167
— *Plagnolia vandeli* 167
— *Atrioplanaria delamarei* 170
— *Phagocata sp.* 170
2. Le sous-écoulement du Volp 170
a) Faunistique 172
b) Caractéristiques physico-chimiques des eaux du Volp 172
c) Présence de *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *lescherae* 172
3. Autres exemples de la présence des Triclades au niveau des sous-écoulements 173
a) Stations des Prépyrénées 173
b) *Phagocata vitta*, au niveau du Tarn 173
II. — Les nappes 174
1. Nappes accessibles par un puits 174
a) Nappe alluviale du Salat 174
b) Nappe alluviale de l'Isère 174
c) Nappes de l'Albigeois 174
— Nappe alluviale du Tarn 174
— Nappes mollassiques 175
2. Nappes accessibles par une source 175
a) Milieu hypotelminorhéique 175
b) Nappes de l'Aude 176
III. — Conclusion 177

Chapitre IV. — HABITATS DES TRICLADES AU NIVEAU DES KARSTS

I. — Les habitats de l'espèce *Plagnolia vandeli* 179
1. Le gouffre du Plagnol de la Plague 179
a) Topographie 179
b) Faunistique 179

Source : MNHN, Paris

c) Caractéristiques physico-chimiques des eaux 180
— Alimentation en eau de la grotte
— Température
— Analyses physico-chimiques

d) Récoltes de *Plagnolia* 181

e) Discussion 182

2. Le gouffre du Sauvajou 183

a) Topographie et faunistique 183

b) Interprétation du biotope, discussion 183

3. Les grottes de Riusec 183

4. La grotte du Goueil-di-Her 184

a) Topographie 184

b) Faunistique 184

c) Circulation de l'eau dans la grotte 185

d) Caractéristiques physico-chimiques des eaux 185
— Relevés thermiques
— Analyses physico-chimiques

e) Caractéristiques des biotopes interstitiels réalisés dans la grotte 187

f) Étude du peuplement par les Triclades 188
— Peuplement des *Plagnolia* au niveau du ruisseau souterrain ; détail des récoltes ; discussion des résultats 190
— Habitat des *Plagnolia* au niveau de la voûte mouillante 192
— Maintien des Triclades dans la grotte 193

5. Comparaison des différents habitats de *Plagnolia vandeli* au niveau des karsts 193

a) Habitats en zone supérieure, d'infiltration 194

b) Habitats en rivière souterraine 194

II. — Autres exemples d'habitats des Triclades dans les Karsts 196

1. Les habitats de *Dendrocoelopsis* (*Amyadenium*) *chattoni* 196

a) La grotte de l'Église à Bas-Nistos 196
— Topographie et faunistique 196
— Interprétation de l'habitat 196

b) Galerie de captage de la vallée de l'Arize 197

2. Les habitats de *Dendrocoelum regnardi* 198

La grotte de Saint-Géry, la grotte de Gourgue de Saint-Antonin, la rivière souterraine de Cabéou 198

III. — Considérations générales, discussion des résultats 199

Résumé de la troisième partie 202

Summary of the third part 204

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'importance que revêt l'Écologie en ce qui concerne l'ordre des Triclades ne peut être ignorée ; en effet, j'ai déjà signalé, à propos de l'étude systématique du groupe, qu'une classification à base écologique intervient et permet de séparer les Triclades en Maricoles, Paludicoles et Terricoles.

L'Écologie, par définition discipline biologique consacrée à l'étude des rapports qui s'instituent entre les êtres vivants et leur milieu, exige donc, dans le cas présent, outre une parfaite connaissance des différentes espèces de Triclades Paludicoles susceptibles d'être rencontrées, l'apport de données précises ayant trait à la nature des biotopes souterrains. Chacun de ces biotopes, domaines dont l'étendue peut varier mais qui conservent toujours les mêmes caractéristiques, hébergent des populations animales qui généralement leur sont propres.

Cependant, avant de définir les relations qui s'établissent entre les Triclades Paludicoles hypogés et le milieu souterrain, il est nécessaire d'effectuer une rapide mise au point des connaissances acquises à l'heure actuelle quant à l'habitat de quelques formes épigées et aux facteurs qui régissent leurs distributions ; ceci dans le but d'établir une comparaison entre les composantes essentielles des conditions auxquelles sont soumis des Triclades peuplant des biotopes différents.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

HABITATS DE QUELQUES TRICLADES PALUDICOLES ÉPIGÉS

Les régions tempérées et montagneuses semblent convenir tout particulièrement aux animaux d'eaux courantes froides que sont les Paludicoles. Ce groupe peuple en abondance l'Europe où il est réparti en aires plus ou moins vastes selon les espèces, comme il est apparu dans la première partie de ce travail.

Un certain nombre de facteurs paraît régir l'implantation des différentes populations ; ce sont principalement la température, l'oxygénation et la vitesse du courant du cours d'eau. La qualité de la faune propre à un biotope est ensuite déterminée par le facteur dominant.

Sans être toutefois applicable à tous les cours d'eau, un schéma d'étagement des espèces peut être dressé ; il présente un profil classique dont la succession, à partir de la source, est la suivante (Voigt, 1904) : *Crenobia alpina, Polycelis felina, Dugesia gonocephala, Polycelis nigra.* Les recherches récentes de Giudicelli (1968) l'amènent à retrouver, en quelques réseaux hydrographiques de la Corse centrale, l'étagement particulier des Triclades. *Dugesia benazzii* Lepori, 1951, se rencontre dans tous les cours d'eau situés au-dessous de 1000 m (ceci se retrouve en Sardaigne, ainsi que dans l'Ile de Capraja) ; au-dessus de 1000 m, les mêmes ruisseaux abritent l'espèce endémique *C. alpina corsica.* Il existe donc une distribution hydrographique qui s'ordonne en fonction de l'altitude et de la latitude.

Ce phénomène d'étagement des espèces a été fréquemment signalé par les Limnologistes. En effet, il n'est pas rare que les espèces d'un même groupe se remplacent d'amont en aval avec régularité. Ceci se produit pour les Poissons par exemple et pour de nombreux Invertébrés. En nous limitant au Sud-Ouest de la France, il est possible de signaler que Berthélémy (1966) met en évidence la position relative de diverses espèces de Plécoptères et de Coléoptères des eaux courantes des Pyrénées ; Décamps (1968) considère, dans ces mêmes eaux, l'existence du phénomène de vicariance chez les Trichoptères.

Mes observations dans la nature portent tout particulièrement sur les stations épigées (sources et ruisseaux) en contact ou au voisinage immédiat des eaux souterraines abritant des Triclades hypogés. Un petit nombre de résultats relatifs aux biotopes des espèces récoltées dans les Pyrénées sert de référence pour cette étude.

I. — *RAPPEL DE DONNÉES CLASSIQUES CONCERNANT L'ÉCOLOGIE DES TRICLADES ÉPIGÉS; INFLUENCE DES PRINCIPAUX FACTEURS*

1. *La température*

Le facteur température revêt une grande importance dans le domaine naturel : « There are many animals and plants whose range appears to be limited by temperature » (Macan, 1966, p. 141). Cette influence s'exerce sur les Planaires de façon déterminante en agissant sur les phénomènes biologiques (reproduction, développement) ainsi que sur la physiologie de l'animal.

Source : MNHN, Paris

L'habitat de Planaires d'espèces différentes pourrait pratiquement caractériser chacune d'entre elles. Les quelques Paludicoles donnés en exemple sont classés suivant le schéma d'étagement classique établi pour les espèces rhéophiles (Beauchamp et Ullyott, 1932 ; Illies, 1952).

— *Crenobia alpina* se rencontre dans les sources froides (4 à 10°C) et le cours supérieur des ruisseaux de montagne, ainsi que dans la profondeur des grands lacs, rarement à une température supérieure à 15°C (Pattee, 1965, p. 307 et 1966) car, bien qu'elle soit capable de supporter pendant quelques temps des températures qui l'élimineraient si elles étaient permanentes (25°C), elle meurt lorsque l'eau se maintient à plus de 14 ou 15°C pendant plusieurs mois, ce dont rend compte son qualificatif de sténotherme d'eau froide.

— *Polycelis felina* peuple la majorité des ruisseaux et étangs des régions tempérées de l'Europe, ainsi que de nombreuses sources ; elle tolère des températures en moyenne plus élevées que celles dans lesquelles vit *C. alpina*.

Vandel (1921 *b*, p. 362), en indiquant que tous les processus vitaux entrent en jeu régulièrement entre 7 et 17°C, délimite les températures des biotopes dans lesquels on peut rencontrer cette espèce ; les données apportées par d'autres auteurs (dont Krysik, 1923 et Reynoldson, 1953) se montrent concordantes ; la température maximale limitante est de l'ordre de 20°C.

— *Dugesia gonocephala*. La limite thermique supérieure est ici plus élevée que pour les deux espèces précédentes ; elle peut atteindre 24 à 27°C (Blasing, 1953 ; Becker, 1960 ; Pattee, 1968 *a*). D'où la vaste distribution de cette espèce qualifiée d'eurytherme, qui supporte très bien également les basses températures, et que, dans la nature, on a pu récolter dans des eaux atteignant 31°C (Leloup, 1944). Elle subit sans inconvénient une variation brusque de température, ce qui n'est pas le cas pour les deux espèces précédentes.

— *Dugesia tigrina* est une espèce très commune en Amérique du Nord, à l'exception des sources froides. Son introduction en Europe est le premier cas, signalé chez les Triclades, de dispersion par transport passif dû à l'homme [1]. Elle se rencontre dans des eaux dont la température varie de 9 à 25°C (elle supporte 28 à 30°C en laboratoire) ; sa résistance thermique a été testée par Russier et Lascombe (1970). En Europe où son aire d'extension s'étend régulièrement (Gourbault, 1969 *c* ; Légier, 1969 *b*) son habitat est semblable à celui de *D. gonocephala*. Souvent même, elle semble avoir réussi à faire reculer cette dernière ; elle se comporte donc « en envahisseur » (Tuzet et Perrugia, 1957) et s'installe en donnant naissance à d'abondantes populations.

2. *La vitesse du courant*

Elle dépend du débit et de la section du cours d'eau. On sait que la répartition des vitesses pour un débit donné et pour une section déterminée n'est pas homogène, notamment au voisinage du substrat où la forme et la nature du lit du ruisseau jouent un rôle déterminant, ce qui fait dire à Macan (1966, p. 116) : « It is impossible to consider separately the influence on the distribution of organisms of current and the nature of the substratum ». Par ailleurs le courant est généralement variable dans le temps, en une station donnée. Bournaud (1963) a analysé son action en tant que facteur écologique et éthologique de la vie aquatique. Des études expérimentales dues à Dorier et Vaillant (1954) il est possible de retenir les résultats énoncés dans le tableau suivant :

1. Hirao, Kawakatsu et Teshirogi (1970) signalent son introduction récente au Japon, où elle a été observée dans des aquariums.

Le second exemple de ce phénomène est celui de l'implantation de *D. lugubris* en Amérique du Nord (Ball, 1969 *a*).

Source : MNHN, Paris

Vitesse observée en cm/s	dans la nature		en laboratoire	
Espèces	minimum	maximum	max. remonté à contre-courant	animal entraîné après 1 a
C. alpina	10	14	140	143
D. gonocephala		10	48	125
P. felina		10	44	99
D. lacteum		10	37	76
P. nigra		10	21	37

Pattee (1969 *a*, p. 270) obtient comme moyenne de vitesse limite pour *C. alpina* 79 cm/s et souligne cependant la relative indifférence au courant de cette espèce qui peut se reproduire aussi en eau stagnante. Dans ses travaux de 1933, Beauchamp rassemble une bibliographie importante concernant les premières données relatives aux réactions des Planaires vis-à-vis du courant. Récemment Légier (1969 *a*) analyse la répartition des espèces provençales en fonction du degré d'agitation de l'eau et signale la présence de *P. felina*, par exemple, dans des eaux dont la vitesse est comprise entre 30 et 50 cm/s. Ces résultats se montrent nettement supérieurs à ceux obtenus par Dorier et Vaillant dans la nature mais correspondent à leurs données d'expériences. Pattee et Bournaud (1970) admettent que le courant joue le rôle de facteur limitant, ce qui permettrait d'expliquer certaines anomalies de l'habitat et de la succession des Triclades épigés le long d'un cours d'eau.

3. *Les facteurs chimiques*

— La concentration des eaux en oxygène qui est variable en fonction de la vitesse de l'eau et de la température, a été analysée par Hubault (1927) tout particulièrement pour deux affluents de la Meurthe et pour dix sources situées au nord de la Marne (1931). Les valeurs calculées pour ces dernières sont peu élevées et comprises entre 4,2 et 5 ml d'O_2 dissous par litre. Leloup (1944, 1952) résume en quelques tableaux les résultats de l'analyse chimique des eaux prélevées en certains cours d'eau de Belgique (Forêt de Soignes). Dahm (1958, p. 94) fournit également des données concernant les biotopes à *C. alpina* en Suède et au Danemark. En fait, il semble que l'oxygénation ne puisse être un facteur limitant, d'une part, parce que le taux de concentration en oxygène des eaux courantes dépasse toujours largement le seuil critique pour les espèces les plus exigeantes et, d'autre part, en raison de la dépendance de ce dernier facteur envers les deux facteurs précédemment envisagés, qui sont la température et le courant. Le chapitre traitant du métabolisme respiratoire rend compte, dans ce travail, des différences enregistrées pour les consommations en oxygène des espèces étudiées, en majorité hypogées, et indique les impératifs de chacune d'entre elles.

— Alause (1968, 1969) a effectué une analyse du gradient d'acidité carbonique dans les eaux courantes, par dosage de l'anhydride carbonique ; il conclut que le CO_2, plus abondant dans les eaux naissantes, est à l'origine d'une net chimiotropisme.

Le pH, considéré par les valeurs absolues de données ponctuelles, paraît dépourvu de signification et ne peut expliquer le peuplement préférentiel de certaines eaux par les Triclades [1], car les Planaires se rencontrent dans des eaux présentant aussi bien une forte acidité qu'une forte alcalinité (pH compris entre 5 et 8).

— La teneur en sels dissous présente également de notables variations selon les biotopes considérés. Reynoldson s'est tout particulièrement attaché à rechercher la distribution d'espèces lunales

1. Ce point de vue est toutefois contraire à l'opinion de Van Oye (1941).

Source : MNHN, Paris

de Triclades Paludicoles dans 122 lacs du Nord de la Grande-Bretagne, en fonction de leur teneur en calcium. Les résultats obtenus l'ont autorisé à classer ces lacs en cinq catégories d'après les espèces qu'ils renferment (1958 *a*). Il conclut : « as lakes become more productive judged by their chemistry, the number of species increases from none to commonly five » (1958 *b*, p. 133). Les Planaires rhéophiles se montrent assez indifférentes à la teneur en calcium qui peut varier dans de grandes proportions (0,1 à 140 mg/l). Pour Thienemann (1912 et 1925) la richesse des eaux en calcium serait l'une des raisons qui conditionnent la nature de la faune (présence de Crustacés et de Mollusques dans les eaux à haute teneur en Ca).

4. *La faune accompagnatrice*

De nombreux auteurs ont établi des listes exhaustives de formes rencontrées en divers milieux aquatiques. Ainsi par exemple, Berg (1948) caractérise, en laisant appel à un certain nombre d'espèces toujours présentes, les différents biotopes d'une rivière danoise ; parallèlement Illies (1952), Dittmar (1955) et Hynes (1961) fournissent des monographies précises de petits cours d'eau d'Allemagne occidentale et de Grande-Bretagne. Hubault (1927) décrit les associations torrenticoles caractéristiques de l'Est de la France. Il classe la majorité des Triclades rencontrés (*D. gonocephala*, *D. lugubris* et *Dendrocoelum lacteum*) dans la faune des pierres, par opposition à la faune des mousses (*P. felina* y est fréquente), des sables, et aux organismes nageurs ; *C. alpina* se rencontre dans les sources, associée à deux espèces de *Niphargus* et de *Gammarus* et à quelques formes d'Hydracariens et de Trichoptères. La faune des ruisseaux est plus variée ; les Hirudinées (*Glossosiphonia*, *Herpobdella*) ne sont pas rares, ainsi que les Ephéméroptères et les Plécoptères ; les Trichoptères (*Rhyacophila*), Coléoptères (*Limnius*), Diptères (*Simulium*) abondent par ailleurs.

Le problème de la concurrence entre espèces a également retenu l'attention des auteurs (Polinski, 1926 ; Thienemann, 1950). Les Paludicoles semblent posséder un faible nombre de prédateurs ; ceux-ci n'ont, jusqu'à présent, été observés qu'en laboratoire (Young et Reynoldson, 1965 ; Davies et Reynoldson, 1969). En revanche, pour s'alimenter ils capturent des Vers et des Crustacés grâce au piège de leurs sécrétions muqueuses ; dans un récent travail (basé sur une étude sérologique) Reynoldson et Davies (1970) définissent les types alimentaires de certains taxa.

En résumé, le rappel des données essentielles qu'ont apportées les recherches écologiques concernant les Triclades épigés laisse apparaître l'influence prépondérante du facteur température qui est en grande partie responsable de la distribution des espèces. Dans la nature, il est très malaisé de déterminer la vitesse du courant auquel est soumis l'animal ; ce dernier se déplace généralement sous les pierres et sur le fond des cours d'eau. Enfin, les variations étendues observées au niveau du taux des principaux éléments chimiques mettent en évidence l'importance des possibilités d'adaptation des formes épigées dont j'ai étudié quelques biotopes pyrénéens.

II. — *ÉTUDE DE QUELQUES BIOTOPES PYRÉNÉENS*

Dans les Pyrénées, peu de travaux rendent compte de la présence de Triclades épigés. Quelques stations ont été signalées par Borelli (1905) ; elles sont dispersées tout au long de la chaîne, de Gavarnie au Canigou, et hébergent *C. alpina* et *P. felina* dont les variétés ont été étudiées par Vandel (1921 *a*, p. 255).

Dans les Pyrénées-Orientales, Hoffmann et Combes (1965) ont récolté ces deux mêmes espèces dans les cours d'eau et les sources de la Carença situés entre 2 100 et 2 260 m d'altitude (la température de l'eau lors de leur récolte était de l'ordre de 10 et 11°C).

Dans les Hautes-Pyrénées, Despax (1927) signale la présence de *C. alpina* en amont de la tourbière d'Aumar, autour des points d'émergence des sources où elle n'a pas été retrouvée lors de récentes prospections.

Source : MNHN, Paris

1. *Dispersion ; exemple de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées)*

J'ai pu, en de multiples occasions, récolter ces deux mêmes formes dans les vallées des Pyrénées et plus particulièrement aux environs de la station biologique du lac d'Orédon. Les *Polycelis* s'observent en grand nombre dans la plupart des sources et ruisseaux ; il s'agit toujours de la variété *P. felina borellii* ; *C. alpina* est nettement moins fréquente. Un certain nombre de remarques peuvent être formulées en ce qui concerne la distribution de ces deux espèces dans la vallée d'Aure.

— *Crenobia* se rencontre exclusivement dans les sources et les parties supérieures de ruisseaux ayant un bassin versant d'étendue réduite, dont l'altitude moyenne exède 1 600 m (source de la Gela, 9.1 [1] ; source du vallon d'Estibère, 2.24, 2.31). Cependant, toutes les stations répondant à ces conditions ne sont pas obligatoirement peuplées par cette espèce ; certaines hébergent uniquement *P. felina* (ruisseau de la Gela, 9.5 ; sources et ruisseau du vallon d'Estibère, 2.45, 2.3 ; sources du plateau d'Aumar, 3.18, 3.21, 3.22). Enfin les deux espèces peuvent cohabiter en une même station (sources de la vallée du Lavedan, 16.2 et d'Estibère, 2.6 ; ruisseau

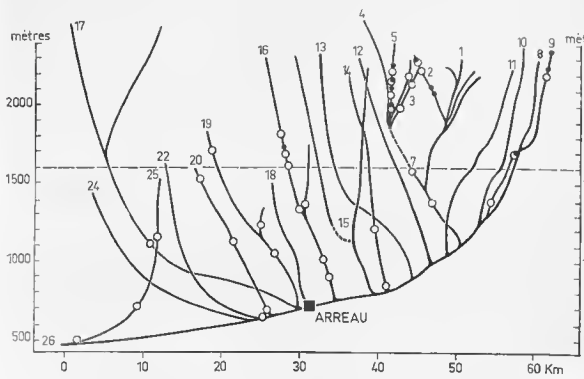


Fig. 34. — Profil longitudinal de la Neste d'Aure et de ses affluents (selon Décamps) : 1. — Bassin de l'Oule ; 2. — Vallon de l'Estibère ; 3. — Bassin d'Aumar ; 4. — Bassin de Cap de Long ; 5. — Vallon d'Estarugne ; 7. — Neste de Couplan ; 8. — Vallée de la Neste de Badet ; 9. - - Vallée de la Neste de la Gela ; 10. — Vallée de la Neste de Saux ; 11. — Vallée de la Neste de Moudang ; 13. — Vallée de la Neste de Rioumajou ; 14. — Ruisseau de l'Espiaube ; 15. — Vallée de la Neste de la Mousquère ; 16. — Vallée du Ruisseau du Lavedan ; 17. — Vallée de la Neste du Loureu ; 18. — Ruisseau d'Aspin ; 19. — Vallée du Ruisseau de Lastic ; 20. — Vallée du Ruisseau d'Ardengoust ; 22. — Vallée du Ruisseau de Baricave ; 24 .— Ruisseau du Beyrède ; 25. — Vallée du Ruisseau de Nistos.

● Stations à *Crenobia alpina* ; ○ Station à *Polycelis felina borellii*. 1 600 m = limite inférieure de l'habitat des *Crenobia* dans la vallée d'Aure.

1. La numérotation des stations correspond à celle donnée par Décamps (1967, p. 550) qui en a déterminé les composantes écologiques ; le premier chiffre définit le ruisseau (figure 34), le second nombre indique la station des prélèvements effectués dans le même cours d'eau.

Source : MNHN, Paris

d'Esturagne 5.4, 5.5, 5.12, 5.15 et de la Gela 9.3). Les caractéristiques physico-chimiques de l'eau de ces différentes stations rendent compte de la nature des terrains traversés (1 — granite seul pour l'Estibère et le plateau d'Aumar, 2 — granite et calcaires nussifs du Dévonien moyen pour la Géla, 3 — granite et formation détritiques et calcaires métamorphisés du Dévonien pour l'Estaragne, 4 — formations détritiques et carbonatées du Dinantien et dépôts morainiques pour le Lavedan) mais les mesures obtenues ne permettent pas d'expliquer la répartition des deux espèces. Les vitesses de circulation ne peuvent davantage être considérées ici comme un facteur limitant. Reste la température, dont les données fragmentaires recueillies ne permettent pas de préciser les variations annuelles mais uniquement les maximums relevés qui sont de 5 à 12°C pour les stations à *Crenobia*.

— Au-dessous de 1600 m, *P. felina borellii* subsiste seule, comme le montre la carte de répartition (figure 34) des Triclades de la vallée d'Aure en fonction de l'altitude ; cette espèce peuple de façon continue la majorité des cours d'eaux pyrénéens de moyenne altitude. C'est pourquoi les prospections effectuées dans le but d'élargir le champ de nos connaissances des formes hypogées liées aux sous-écoulements de ruisseaux et aux nappes m'ont conduite à prendre conscience de la vaste dispersion de cette espèce épigée (présente tout au long de la chaîne, de la Méditerranée à l'Atlantique) au voisinage ou sur les lieux mêmes de récolte des précédentes.

2. *Stations au contact des biotopes souterrains étudiés*

Les caractéristiques de quelques stations des Pyrénées ariégeoises situées au contact des habitats des Triclades hypogés feront l'objet d'une brève étude. Mais il s'agit moins d'entreprendre une analyse des différentes caractéristiques de trois stations précises que de réunir, à titre indicatif, des données qui vont être utilisées à titre de référence pour l'étude des biotopes souterrains. Les trois stations choisies (qui hébergent *P. felina*) consistent en une rivière de moyenne altitude dont le sous-écoulement est habité par le Triclade hypogé *Plagnolia vandeli*, un ruisseau et une source liés à un même système karstique, à l'intérieur duquel se rencontre également *P. vandeli*.

a) *Le Nert*

Affluent de rive droite du Salat, ce cours d'eau prend sa source à 1100 m d'altitude dans un cirque encaissé formé de séricitoschistes et de chloritoschistes siluriens sub-verticaux. Sur 13 km, il a creusé une étroite vallée, orientée d'Est en Ouest, dans une série carbonatée dévonienne (Barrouquère, 1968). Son confluent avec le Salat se situe à 4 km au Sud de Saint-Girons à l'altitude de 414 m. *P. felina borellii* peuple le Nert tout au long des 8 km du cours que j'ai prospectés.

Quelques données concernant les caractères physico-chimiques de l'eau du Nert précisent les conditions de vie de ces Triclades épigés et servent de point de comparaison pour l'étude des peuplements des sous-écoulements envisagés au chapitre III. Les résultats obtenus proviennent essentiellement de mesures effectuées en la station 16 (figure 35) étudiée de façon régulière en raison de prélèvements hebdomadaires de faune interstitielle qui ont été pratiqués (Gourbault et Lescher-Moutoué, 1968) ; les autres stations n'ont donné lieu qu'à des relevés sporadiques.

Relevés thermiques (température exprimée en degré C).

Station 1 — 24.04.1968 : 9,5°.
Station 3 — 23.04.1968 : 10,1° ; 24.04.1968 : 9,3° ; 25.04.1968 : 9,5° ; 26.04.1968 : 8,9° ; 27.04.1968 : 9,7°.
Station 6 — 15.04.1968 : 8,8°.
Station 11 — 12.04.1968 : 8°.
Station 14 — 11.04.1968 : 8,9° ; 12.04.1968 : 8,2°.
Station 16 — températures moyennes (des mois de juillet 1967 à août 1968).
07.1967 : 13,2° ; 08.1967 : 12,7° ; 11.1967 : 8,5° ; 12.1967 : 6,5°.
01.1968 : 7,2° ; 02.1968 : 7° ; 03.1968 : 7,6° ; 04.1968 : 9,6° ; 05.1968 : 9,8° ; 06.1968 : 11,4° ; 07.1968 : 12,5° ; 08.1968 : 13°.
température minimale : 4° (12.12.1967).
température maximale : 13,6° (09.07.1968).

Source : MNHN, Paris

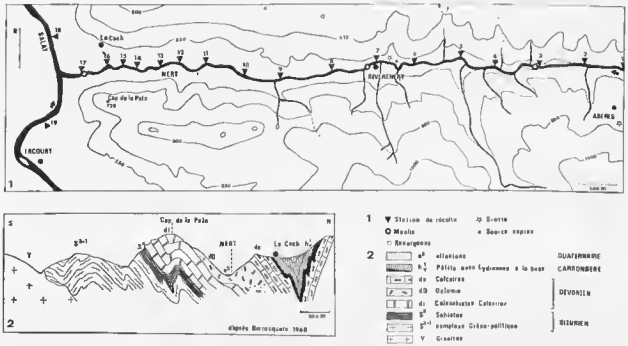


FIG. 35. — Le Nert : 1. — Situation des stations prospectées ; 2. — Coupe géologique de la vallée au niveau de la station 16.

L'amplitude annuelle de ces températures est de 9,6°C. La figure 36 indique, par un exemple, l'aspect général des variations journalières de la température ; l'amplitude thermique pour 24 heures est inférieure à 2°C ; le maximum est atteint vers 16 h 30. La température baisse sensiblement lors des crues. Celles-ci sont fréquentes et se répartissent en deux périodes : l'une pendant les mois de décembre et janvier, l'autre en fin de printemps, pendant les mois de mai et juin. Les crues présentent une grande amplitude et, en l'absence de mesure de débits, les variations limnimétriques en une même station rendent compte des fluctuations du niveau (figure 37).

FIG. 36. — Exemple de variations journalières de la température de l'eau du Nert au niveau de la station 16 (du 17 au 20.11.1970).

Source : MNHN, Paris

FIG. 37. Limnigramme du ruisseau Le Nert, au niveau de la station 16, établi en fonction des mesures effectuées, indiquées par les points cotés.

Plusieurs analyses[1] de l'eau du Nert ont été effectuées en période de crue, de moyennes eaux et d'étiage. Sont ainsi obtenues quelques valeurs extrêmes des divers paramètres, reportées à titre indicatif dans le tableau 12.

TABLEAU 12. — *Caractéristiques physico-chimiques des eaux du cours subaérien du Nert.*

Dates	T A C	O_2 ppm	pH	ρ à 20° C	t° C
8.01.70	7,5		7,8	11000	8,30
5.02.70	6,5	11	8,4	8558	8,60
5.03.70	7	12		8697	
7.04.70	7	11		9341	
*7.05.70			6,8	11406	8,70
*8.05.70	5	8		9806	10,50
28.05.70				9587	11
**14.08.70	9	11	7,9	5828	13,20
17.11.70	7	11	7,75	6881	

Dates	TH total	TH Ca^{++}	TH Mg^{++}	SO_4^{--} mg/l	SiO_2^{--} mg/l
17.11.70	7	6	1	16	9

* Cours d'eau en crue ; ** étiage.

1. T. A. C. : Titre alcalin complet (nombre de ml de HCl N/10 utilisé pour 100 ml d'eau) correspond à la teneur de l'eau en alcalis libres, carbonates et bicarbonates. Dureté totale (titre hydrotimétrique) mesurée à l'aide du complexon III.

pH : lecture sur le terrain avec pHmètre portatif à électrode de verre Tacussel.

Mesures effectuées par Monsieur René Armengaud, Ingénieur Chimiste, Laboratoire souterrain du C.N.R.S.

Source : MNHN, Paris

La résistivité ρ, exprimée en Ω-cm, rend compte de la quantité de sels dissous ; ses valeurs augmentent considérablement lors de fortes précipitations atmosphériques et présentent leur minimum en période d'étiage.

En résumé, le Nert ne se distingue guère des cours d'eau de même type existant dans les Pyrénées (étudiés par les Limnologistes toulousains). Il s'agit d'une rivière de moyenne altitude, à bassin versant d'étendue réduite. La faible minéralisation relevée paraît liée au fait que les eaux du bassin d'alimentation ne traversent que sur un bref parcours les dolomies de la série carbonatée. *Polycelis felina borellii* s'y récolte en toute saison.

b) *L'Escalette*

C'est encore l'espèce *P. felina borellii* qui peuple le ruisseau tout au long de la partie de son cours que j'ai prospectée.

Affluent de rive gauche de l'Arbas (où se retrouve *Polycelis*) lui-même tributaire de la Garonne, ce ruisseau prend sa source à l'altitude de 900 m dans les calcaires de l'Urgo-Aptien. Avant son confluent, il parcourt 4 km au contact des dolomies du Jurassique et des formations du Crétacé supérieur. Il reçoit, dès l'altitude de 480 m, de multiples apports d'eau correspondant aux exutoires du système karstique dont dépend la grotte du Goueil-di-Her (Chapitre IV). La station G_1 pour laquelle quelques précisions d'ordre physico-chimique sont apportées, est située une dizaine de mètres en amont du talweg en relation avec le trop-plein que constitue la galerie d'accès de la grotte du Goueil-di-Her (figure 38). Je l'ai choisie de préférence aux autres stations étudiées (Lescher-Moutoué et Gourbault, 1970 *b*) car elle représente le biotope le moins stable envisagé puisque ses paramètres subissent d'importantes variations et aurait donc pu correspondre à des conditions de vie limite pour l'espèce.

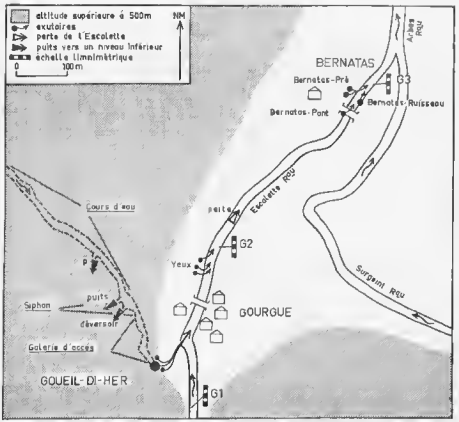


FIG. 38. — L'Escalette ; situation de la grotte du Goueil-di-Her, des pertes et résurgences de la vallée.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 13. — *Températures relevées à 10 heures et résistivités de l'Escalette, en* G_1.

Mois	Moyenne des températures	Minimum	Maximum	Moyenne des résistivités	Minimum	Maximum
12.69	6,02 (5)	2,90	7,80	2964 (1)		
01.70	4,80 (6)	3,60	6,30	3636 (5)	3119	4267
02.70	6,42 (5)	5,20	7,10	3813 (5)	3102	5010
03.70	5,96 (6)	3,30	7,40	3472 (7)	3009	3842
04.70	7,48 (16)	5,50	9,20	3610 (15)	3226	4122
05.70	8,71 (8)	7,30	11,10	3458 (8)	3143	3843
06.70	12,29 (6)	10,90	14,50	3112 (6)	2795	3720
07.70	13,42 (5)	11	14,90	2792 (3)	2653	2943
08.70	13,87 (4)	12,20	14,60	2958 (4)	2301	4573
09.70	13,95 (4)	13,40	14,90	2212 (1)		

* Les moyennes sont calculées sur un mois, en fonction du nombre indiqué entre parenthèses de relevés de température et de mesures de résistivité à 20°C.

Le tableau 13 donne les valeurs moyennes calculées pour les relevés des températures et les mesures de résistivités, ainsi que les minimums et maximums enregistrés.

Ces valeurs moyennes de température présentent une grande importance pour les Triclades puisqu'il est reconnu que ce sont elles qui influent en conditionnant les divers habitats de ces animaux alors que, dans une certaine mesure, des valeurs extrêmes peuvent être subies sans dommage pendant un court laps de temps. L'amplitude annuelle est de 12°C.

Les variations journalières de la température ont été mesurées en G_1 ; entre 9 h et 19 h (le 5.09. 1970) elles ne dépassent pas 2°C (13,35 à 15,20°C ; maximum à 16 h 30).

Les résultats obtenus par analyse de l'eau sont consignés dans le tableau 14.

TABLEAU 14. — *Caractéristiques physico-chimiques des eaux de l'Escalette en* G_1.

Dates	T A C	O_2 ppm	pH	ρ à 20° C	t° C
11.12.69			7,8	2964	4,50
5.02.70	16,5	11		3387	6,50
3.03.70	15,5	8		3226	
7.04.70	15	9		3364	6,80
*8.05.70	14	10		3843	8,60
**30.06.70	15	5	8,2	2795	11,90
	TH total	TH Ca^{++}	TH Mg^{++}	SO_4 — mg/l	SiO_2 — mg/l
30.06.70	19,5	15,5	4	45	5,25

* Cours d'eau en crue ; ** étiage.

Source : MNHN, Paris

Enfin, à la suite de la mise en place d'une échelle limnimétrique en cette même station, il a été possible de noter les hauteurs d'eau du ruisseau (figure 39) en amont des résurgences. Mesuré en période d'étiage (le 17.10.1969) le débit du ruisseau est de 0,012 m³/s [1].

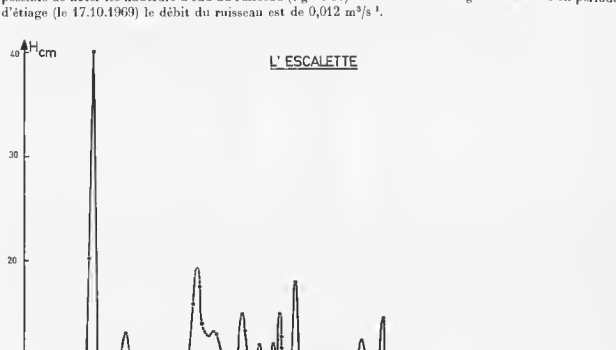


Fig. 39. — Limnigramme des eaux de l'Escalette, en G_1.

Alors que les deux rivières étudiées, le Nert et l'Escalette, sont comparables en ce qui concerne la température (la seconde atteint toutefois des valeurs minimales peu élevées et une amplitude annuelle de 12°C) elles diffèrent nettement par la composition chimique de leurs eaux. Le taux de minéralisation est souvent triple pour l'Escalette de ce qu'il est pour le Nert.

c) *Résurgences de Bernatas* (figure 38)

Plusieurs résurgences s'écoulent directement dans l'Escalette à Bernatas. Elles constituent certains des exutoires du système karstique du Gouell-di-Her ; par ailleurs elles sont également alimentées par une partie des eaux de l'Escalette qui se perdent quelques centaines de mètres en amont. L'une de ces sources, qui peut s'assécher lors d'étés exceptionnellement secs (le 24.09.1970), jaillit en prairie à l'altitude de 435 m sur la rive gauche du ruisseau ; comme le ruisseau, elle est peuplée par *P. felina borellii*. Dans cette source sont obtenues, lors de filtrages sur 12 h, principalement des formes jeunes ; en effet le rhéotropisme positif de cette espèce l'amène jusqu'à l'ouverture du filet, mais elle ne doit pas vivre en arrière du front de source.

1. Monsieur Alain Mangin, Attaché de Recherche (Laboratoire souterrain du C.N.R.S.), m'a toujours accordé aide et conseils dans le domaine de l'Hydrogéologie ; je lui en suis extrêmement reconnaissante et le remercie vivement.

Source : MNHN, Paris

Roques (1963, p. 144) a effectué huit séries de mesures physico-chimiques de ces eaux que viennent compléter mes propres résultats (tableau 15). Comme précédemment ont été mesurées les variations de la température et de la résistivité (tableau 16) ; l'amplitude annuelle de la température est de 3,4°C et les variations journalières de l'ordre de 6/10e de degré C (10°C le 5.09.1970 à 7 h 30 et 10,6°C de 17 h 30 à 19 h). L'analyse de l'eau fournit des résultats très comparables à ceux obtenus pour l'Escalette.

Tableau 15. — *Bernatas. Caractéristiques physico-chimiques des eaux de la source en prairie.*

Date	T A C	O_2 ppm	pH	ρ à 20° C	t° C
28.07.69	15,1		8,3	3307	10
12.09.69	15,1		7,9	3280	10,50
1.10.69	17		8,2	3140	9,80
2.10.69	16		8,2	3900	9,50
11.12.69	15		7,8	3744	8,60
5.02.70	12	11		4700	8,40
3.03.70	14,5	11		3453	8,20
7.04.70	14,5	10		3554	8,50
8.05.70	14	11		3848	8,90
30.06.70	14,5	10	7,8	2895	9,30
	TH total	TH Ca^{++}	TH Mg^{++}	SO_4^{--}	SiO_2^{--}
30.06.70	19	15,5	3,5	40	3

Tableau 16. — *Bernatas. Températures et résistivités de la source en prairie.*

Date	Moyenne des températures	Minimum t° C	Maximum t° C	Moyenne des résistivités	Minimum à 20° C	Maximum à 20° C
07.69	9,68 (4)	9,40	10	3463 (5)	3008	3946
08.69	10,23 (3)	9,80	10,70	3236 (4)	2895	3586
09.69	9,93 (3)	9,30	10,50	3370 (2)	3280	3460
10.69	9,78 (6)	9,40	10,10	3393 (5)	2857	3900
11.69	9,4 (4)	9	9,80	2809 (4)	2730	2975
12.69	8,69 (10)	7,30	9,40	3952 (4)	2792	4972
01.70	8,25 (6)	7,60	8,90	4043 (6)	3778	4478
02.70	8,49 (5)	8,05	9,30	4169 (5)	3595	4907
03.70	8,4 (6)	8,20	8,50	3978 (7)	3256	4879
04.70	8,28 (16)	7,95	8,60	4424 (16)	3554	5109
05.70	8,43 (8)	8,10	8,95	4340 (8)	3589	4795
06.70	9,26 (6)	8,90	9,50	3295 (6)	2895	3773
07.70	9,82 (4)	9,30	10,40	3234 (4)	3006	3548
08.70	10,38 (5)	10,30	10,55	2881 (5)	2804	2948
09.70	10,52 (4)	10,20	10,70	2827 (1)		

Mais, du fait de la double origine de ses eaux, la source de Bernatas apparaît comme un biotope différent de la station voisine G 1. Elle est caractérisée par une plus grande stabilité essentiellement du point de vue de la température (amplitude annuelle de 3,4°C au lieu de 12°C). La résistivité, ainsi que le taux de minéralisation, montre des valeurs comparables ; l'oxygénation y est légèrement supérieure.

Source : MNHN, Paris

3. *Conclusion*

Crenobia alpina est, dans les Pyrénées, une espèce montagnarde, sporadique, confinée au-dessus de 1600 m d'altitude. En revanche l'espèce semi-cosmopolite d'Europe *Polycelis felina*, dans sa variété *borellii*, peuple en abondance les biotopes épigés (rivières de moyenne altitude et sources) au contact des milieux souterrains étudiés. La multiplicité des stations et la diversité de leurs caractéristiques résultent de la tolérance de cette espèce qui requiert une température optimale voisine de 10 à 11°C (température limitante de l'ordre de 20°C) mais peut très bien supporter une variation thermique journalière de 2 à 5°C, aussi bien qu'annuelle de 10 à 12°C. La température, facteur écologique de grande importance, agit non seulement de façon directe sur la physiologie de l'animal, mais encore intervient sur quelques autres facteurs physico-chimiques du milieu.

Les valeurs du pH et la teneur en oxygène dissous subissent des variations analogues dans les trois stations. Les premières sont comprises entre 7,8 et 8,4 ; la seconde oscille entre 8 et 11. Une valeur minimale de 5 ppm O_2 a été obtenue en période d'étiage pour l'Escalette. Cette valeur anormalement basse peut trouver son explication dans le fait qu'en étiage le débit est très faible et l'eau pratiquement stagnante dans la station où sont effectuées les mesures ; l'élévation de la température n'est pas suffisante, à elle seule, pour entraîner cette chute.

Dans les diverses stations étudiées, une notable différence s'observe au niveau des mesures calculées pour la résistivité et l'alcalinité. Ceci tient essentiellement à la nature géologique des terrains sur lesquels circulent les cours d'eau, étroitement soumis par ailleurs aux conditions atmosphériques extérieures.

La minéralisation moyenne des eaux du Massif calcaire d'Arlas correspond à des valeurs de la résistivité de l'ordre de 3000Ω-cm environ à 20°C. Le taux de minéralisation est faible pour le Nert, qui, même en période d'étiage, n'atteint pas celui de l'Escalette en crue. Le titre hydrotimétrique suit cette même règle, aussi, au niveau du Nert, les valeurs obtenues sont-elles deux à trois fois inférieures à celles des eaux de l'Escalette qui sont situées entre 14 et 16°. La dureté totale exprimant les mêmes éléments que l'hydrotimétrie, les différences observées restent constantes.

L'habitat le plus stable se trouve réalisé en front de source ; la source représente en effet un milieu limite entre le monde épigé et le domaine souterrain.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

DIFFÉRENTS HABITATS DES TRICLADES PALUDICOLES HYPOGÉS

En 1879, Fries décrit *Dendrocoelum cavaticum*, premier Triclade hypogé anophthalme récolté en Europe, dans une grotte du Jura Souabe ; cette espèce est signalée par la suite par Vejdovsky (1895) dans quelques puits et sources de Bohême, aux environs de Prague. Ainsi débute l'inventaire des formes obscuricoles dont les caractères distinctifs viennent d'être rappelés.

Les eaux souterraines continentales [1] constituent par définition leur habitat, mais encore convient-il de délimiter dans quelle mesure les Planaires les peuplent. De Beauchamp (1932, p. 354) indique leur présence en dehors des grottes aux « affleurements de la nappe souterraine, source ou simples flaques stagnantes aux points les plus déclives, là où celle-ci n'est pas directement accessible par un puits ou une caverne ». En même temps il insiste sur le fait qu'il ne faut pas imaginer « une nappe étendue et abondamment peuplée d'animaux qui s'échappent seulement en ces quelques points ».

J'envisagerai la possibilité de concevoir ces biotopes en fonction de données récentes fournies, d'une part par certaines recherches hydrogéologiques et d'autre part, à la suite d'études purement écologiques effectuées au niveau du milieu aquatique souterrain (celles-ci portant sur de nombreux groupes zoologiques mais plus particulièrement sur des Crustacés).

I. — *LES EAUX SOUTERRAINES CONTINENTALES*

Un certain nombre de notions sont devenues classiques en ce domaine à la suite des travaux de Racovitza (1907) et Jeannel (1926). Cuénot (1932), Leruth (1939 c), Chappuis (1950) adoptent la classification de Racovitza concernant le milieu souterrain, tout en y apportant quelques modifications de détail. Vandel (1964, p. 7) sépare les milieux solides des milieux liquides et retient pour ces derniers la différenciation en grottes marines, rivières souterraines, fond des lacs, milieu interstitiel et sources.

Delamare Deboutteville (1960) utilise la notion de perméabilité en petit ou d'interstices et de perméabilité en grand, distinction introduite par Daubrée (1887). Ultérieurement, Rouch (1968) reprend une classification analogue lors de son étude du peuplement des eaux souterraines par les Harpacticides. Aux deux types de perméabilités correspondent des vitesses et des régimes de circulation différents.

Schœller (1962) et Castany (1963) ont donné les caractéristiques essentielles des eaux souterraines.

1. *Terrains perméables en petit*

Les sables dans leur ensemble, les grès par exemple qui présentent une perméabilité d'interstices sont des aquifères typiques dans lesquels se produit la formation de nappes.

Dans un aquifère à perméabilité d'interstices « ... la circulation de l'eau peut se faire suivant des zones privilégiées où la perméabilité est plus grande qu'ailleurs. L'eau y circule donc avec un plus grand débit, suivant des courants souterrains » (Schœller, 1962, p. 155).

1. J'utilise ce terme par opposition à celui d'eaux souterraines littorales, à la suite de Delamare Deboutteville, 1960.

Source : MNHN, Paris

2. *Terrains perméables en grand*

Ils sont constitués par des roches compactes dont les vides sont essentiellement formés par des fissures ouvertes et donnent naissance à un aquifère en réseau.

Deux types de terrains à perméabilité de fissures peuvent être distingués : les terrains karstiques liés aux formations calcaires où les fissures naturelles peuvent parfois être localement agrandies créant ainsi une grande hétérogénéité dans la répartition des vides ; un deuxième groupe comprend les terrains fissurés non karstiques tels les granites par exemple où la répartition des vides est plus homogène. Parmi ces terrains je n'ai eu à m'intéresser qu'aux seuls terrains karstiques.

Depuis Cvijic (1918) un système karstique est divisé en plusieurs zones superposées caractérisées par la circulation des eaux souterraines. Gèze (1958, p. 16 et 1965, p. 67) en une récente mise au point rappelle l'existence d'une zone supérieure généralement sèche ou à écoulement libre où prédomine le mouvement vertical des eaux. La zone moyenne, tantôt à écoulement libre tantôt à conduites forcées, zone d'oscillation aquifère, de circulation permanente où prédomine l'écoulement subhorizontal des eaux en direction des sources, est le domaine des rivières souterraines. Enfin une zone inférieure constamment noyée avec eau statique « dormante » peut parfois atteindre un grand développement.

La distinction entre réseau de fentes et de fissures et réseau de conduits a été reconsidérée par Renault (1959, 1970) après que les premiers Biospéléologues aient attiré l'attention sur l'importance de ces réseaux pour la délimitation des biotopes souterrains.

II. — *PRÉSENCE DES TRICLADES DANS LES TERRAINS PERMÉABLES EN PETIT*

1. *Recherches biologiques concernant ces terrains*

Ce sont tout particulièrement les nappes à perméabilité d'interstices liées à ces formes de terrains qui, depuis la fin du XIX^e^ siècle, attirent l'attention des Zoologistes, à la suite des recherches de Vejdovsky (1882). Rouch (1968, p. 40) donne un aperçu de la terminologie relative à ces systèmes et met en évidence sa complexité. Depuis lors, aucune solution définitive n'a pu être adoptée. L'historique des travaux effectués sur la faune de ces milieux est retracé de façon précise dans quelques ouvrages dont ceux de Ruffo (1961), Motas, Botosaneanu et Negrea (1962), Husmann (1966, 1967, 1970) et Schwerbel (1967), pour n'en citer que quelques-uns.

— Pour Daubrée (1887) la nappe « phréatique » est la nappe qui alimente les puits ordinaires. Chappuis (1950, p. 10) l'assimile à l'eau qui circule dans les alluvions remplissant les vallées et qui accompagne les fleuves et les rivières. Ce point de vue élargit beaucoup le champ de recherches faunistiques ; fermement défendu par Delamare Deboutteville (1957, p. 55) et par Motas (1962) il a amené la découverte, par de nombreux chercheurs, de groupes zoologiques entiers et plus particulièrement de Crustacés dont on ne soupçonnait même pas la présence dans ce milieu d'interstices. Ainsi, à la suite du travail de précurseur d'Angelier (1953), a pu être mise en évidence l'importance quantitative de la faune hypogée du sous-écoulement de cours d'eau de moyenne altitude dans les Pyrénées (Rouch, 1968, p. 89 ; Gourbault et Lescher-Moutoué, 1967 et 1968 ; Coineau, 1971) et de haute montagne dans les Alpes (Tilzer, 1968).

— Le milieu hypotelminorhéique (Mestrov, 1962 *a*) correspond simplement à un aquifère d'interstices superficiel ; il abrite une faune aquatique hypogée hétérogène. Mestrov pensait y retrouver « le milieu originel dans lequel vivent un nombre de types aquatiques considérés jusqu'ici comme cavernicoles » (1962 *b*, p. 87). Ce biotope est localisé sur les collines, proche de la surface. Rouch (1968, p. 81) entreprend la première étude des Harpacticides peuplant ces biotopes, mais c'est à Lescher-Moutoué

Source : MNHN, Paris

(1968) que nous devons une analyse précise et rigoureuse de la faune obtenue en filtrant de façon continue les points d'émergences de ces types de nappes. Ces filtrages lui permettent non seulement de retrouver les genres et espèces caractéristiques déjà mentionnés par Mestrov (*Niphargus, Stenasellus virei*) mais encore d'y noter la présence de *Microcharon* et *Bathynella*, hôtes habituels des nappes alluviales des vallées et des sous-écoulements de rivières. Ce qui tend bien à prouver que le milieu hypotelminorhéique doit être considéré comme un cas particulier, de par sa position géographique, du biotope représenté par les nappes d'interstices et non comme un nouveau milieu souterrain.

— Il est évident qu'il ne sera tenu aucun compte dans cette étude du milieu interstiel des plages littorales marines, nettement défini à la suite des travaux de Delamare Debouteville (1960), Renaud-Debyser (1963) et Coineau (1971), pour ne citer que ces quelques auteurs français, puisqu'il n'abrite aucun Triclade Paludicole. Ces animaux se rencontrent en revanche, bien qu'en faible nombre, dans la biocénose du milieu interstiel des plages lacustres (Juget, 1967) mais encore s'agit-il là d'espèces banales.

2. *Historique des recherches limitées aux Triclades*

La mise en évidence des Planaires au sein de la biocénose des nappes alluviales est liée tout d'abord à l'étude des puits. Ainsi Moniez, pour la première fois en 1888, récolte un Triclade anophthalme dans un puits, à Lille ; puis Raspail (1893) signale *Planaria ignorata* dans un puits de l'Oise. Ces récoltes retiennent tout particulièrement l'attention de de Beauchamp (1920, p. 180) : « L'observation a un grand intérêt parce qu'elle montre que les Planaires obscuricoles peuvent s'observer à distance des massifs calcaires superficiels percés de grottes accessibles ». Par la suite de nombreuses espèces sont recueillies dans ces biotopes (dont l'inventaire peut être reconstitué d'après les lieux de récoltes des espèces consignées en Index). Comme l'indique Leruth (1939 *c*) ce biotope anormal est souvent envahi par des éléments ubiquistes épigés qui n'existent pas, du moins en aussi grand nombre, dans le domaine phréatique normal. C'est ainsi que s'expliquent les récoltes de formes banales relevées par Garbini (1896) ou Ruffo (1955).

Comme nous l'avons vu dès le début de ce travail, différentes techniques permettent d'accéder aux nappes alluviales en l'absence de puits maçonnés :

— Les puits tubés, instantanés (puits Norton), qui autorisent d'abondantes récoltes faunistiques fournissent *Dendrocoelum agile* à Hertzog (1930, p. 364) et de Beauchamp, dans la banlieue de Strasbourg, entre le Rhin et l'Ill. « Véritable sonde, enfoncée au cœur de l'habitat phréatique » ce type de puits trouble peu les conditions du milieu (Leruth, 1938, p. 4).

— La méthode de sondage Karaman-Chappuis [1] permet à Angelier (1953, p. 67) d'envisager un habitat interstitiel pour *D. (Amyadenium) vandeli* qu'il rencontre dans les sables submergés (sans précision de station, vallée du Tech ?) de cours d'eau des Pyrénées-Orientales et considère comme un authentique psammobie.

— L'étude des sources vient compléter les informations fournies par celle des puits et accroître le volume des données relatives à la faune des nappes à perméabilité d'interstices. Après Vejdovsky (1895), Mrazek (1907), Bornhauser (1943), de nombreux auteurs dont Vandel (1920 *b, c*), Spandl (1926), Polinski (1926), Komarek (1926) et Hubault (1931) apportent leur contribution à la connaissance de ces biotopes fréquentés par les Triclades. Leruth (1939 *b*) pratique le filtrage direct des eaux à leur point d'émergence. Or, s'il est vrai que le filtrage des sources de façon continue constitue une des meilleures méthodes d'étude de la faune aquatique hypogée, dans le cas général, il est malheureusement à noter que celle-ci ne s'applique guère pour les Triclades ; ces animaux ne se laissent pas entraîner facilement hors du domaine souterrain. Leur récolte s'explique toutefois par le fait que (tout comme les *Niphargus* qui semblent cependant être rejetés en bien plus grand nombre) les rares individus entraînés peuvent subsister s'ils trouvent dans la source qui les héberge des conditions favorables à leur existence. Wegelin (1966) effectuant des prospections en Allemagne orientale récolte *Dendrocoelum zurazeki* et *D. hercynicum* (= *D. bohemicum*) dans des sources du Vögtland et de l'Erzgebirge.

1. An Der Lan (1967) recueille ainsi quelques Turbellariés (uniquement Eulécitophores, Périlécitophores et Archocophores) dans le milieu d'interstices des cours d'eau de Forêt Noire.

Source : MNHN, Paris

La nature du terrain intervient bien évidemment dans la définition de la source, les exutoires des systèmes karstiques ne pouvant en aucune façon s'identifier aux émergences des nappes d'aquifères ; d'où la nécessité de toujours définir avec précision les lieux de récolte.

Ainsi, quels que soient les modes d'accès, les nappes des terrains perméables en petit laissent voir qu'elles abritent, au sein de leur biocénose, un certain nombre d'espèces de Triclades Paludicoles. J'essaierai de déterminer, dans les chapitres suivants, si celles-ci peuvent être considérées comme hôtes exclusifs de ces biotopes dont plusieurs exemples seront étudiés.

III. — *PRÉSENCE DES TRICLADES DANS LES TERRAINS PERMÉABLES EN GRAND*

1. *Études biologiques des karsts*

De nombreuses investigations portent sur le peuplement des circulations d'eaux souterraines en massif karstique. Cependant, il apparaît à l'analyse de ces données que, le plus souvent, les auteurs (dont Leruth, 1939 *c*, p. 114) se sont limités à l'observation des collections d'eau présentes dans les grottes sans envisager le peuplement du massif dans son ensemble. Ainsi Ginet (1960, p. 163) considère d'un simple point de vue morphologique l'environnement des bassins aquifères des grottes, constitué exclusivement par des composants minéraux (éboulis, blocs, galets ou graviers, calcite, sédiments meubles et fins). De façon très restrictive Chodorowski (1962, p. 71) note que « l'hétérogénéité des biotopes cavernicoles se fonde avant tout sur le type de substratum qui tapisse le lit des rivières et le fond des bassins ».

Nous devons à Rouch (1968) le premier travail rendant compte du peuplement des massifs karstiques dans chacune de ses parties caractéristiques. Cette étude des Copépodes Harpacticides infirme l'opinion répandue jusqu'alors de la pauvreté de la faune cavernicole et met en évidence l'abondance des individus entraînés hors des massifs. Il n'est plus alors question d'étudier le seul point d'eau de la station de récolte mais il convient de le replacer dans le contexte aquatique environnant.

Les classifications proposées par les Limnologistes pour les eaux de surface ne peuvent donner aucune satisfaction dans le domaine souterrain et Vandel (1964, p. 349) conclut : « ... il n'est pas possible d'établir de distinctions tranchées entre les différents types de milieux liquides. Ils sont d'ailleurs confondus au moment des crues qui noient périodiquement la plupart des cavités souterraines... ». Toutefois, comme pour les eaux de surface, il est possible de noter à l'intérieur du massif karstique la présence de biotopes préférentiels peuplés par certains troglobies ; ainsi Rouch établit que dans la zone supérieure des karsts les Harpacticides vivent dans le réseau de fentes et se retrouvent secondairement dans les parties qui nous sont accessibles où ils peuvent n'apparaître que de façon très épisodique. Dans le cas de ce groupe, le filtrage continu des exutoires des systèmes karstiques, en raison de l' « hémorragie » qui s'y observe, permet une meilleure connaissance du peuplement de ces derniers.

2. *Historique des recherches concernant les Triclades*

L'étude des Planaires inféodées aux eaux souterraines karstiques a débuté assez tardivement du fait des difficultés à récolter et fixer convenablement ce matériel. Quelques espèces ont été signalées au niveau des exutoires des systèmes karstiques, en dehors des cavités.

En Europe, la première découverte est, nous l'avons vu, celle de *Dendrocoelum cavaticum* par Wiedersheim et Fries, en 1873, puis par Ensslin (1905) dans d'autres cavités et quelques sources de la même région d'Allemagne ; *Dendrocoelum infernale* est signalé par la suite dans plusieurs grottes de Suisse par Steinmann (1907 et 1909). Le nombre des espèces récoltées augmente régulièrement au fur et à mesure des prospections dont les plus importantes sont celles de Jeannel et Racovitza qui fournissent la majorité du matériel de *Biospeologica*. Aucune donnée écologique précise ne vient compléter

Source : MNHN, Paris

la description de grottes, le plus souvent visitées une seule fois, et dont nous ne possédons qu'un inventaire faunistique très général (Leruth, 1939 *a* ; Coiffait, 1959 ; Strinati, 1966) ; Ginet cependant fournit les premiers résultats concernant les biotopes réalisés au niveau de la grotte de la Balme et étudie un gour peuplé par l'espèce *Atrioplanaria notadena* (1951, 1964).

IV. — *CONCLUSION*

A l'analyse des données bibliographiques il apparaît que, jusqu'à présent, les Triclades hypogés ne font l'objet d'aucune recherche écologique ; seules quelques rares indications sont fournies sur leurs lieux de capture.

Toutefois la présence de ces formes dans le milieu souterrain est prouvée non seulement au niveau des cavités situées dans les massifs calcaires mais encore dans les nappes. C'est consciente de cette vaste dispersion au sein des eaux souterraines continentales que j'ai entrepris l'étude de l'habitat des Triclades, en tenant compte par ailleurs des processus d'approche envisagés par Rouch (1968, 1970) en ce qui concerne le domaine karstique.

Cet auteur prône le cadre de classification donné par Gèze (1965) et distingue dans les karsts plusieurs zones superposées caractérisées par la nature de l'écoulement des eaux, tout en réfutant le principe qui consiste à étudier les seuls aspects présentés par ces mêmes eaux à l'intérieur des grottes.

Se trouve ainsi élargi le champ d'investigation concernant la faune souterraine et mise en évidence la richesse insoupçonnée de certains groupes, en particulier des Crustacés.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

HABITATS DES TRICLADES EN MILIEU PERMÉABLE EN PETIT

Les recherches concernant la présence des Triclades dans ce domaine ont été entreprises de deux façons différentes, mais complémentaires :

— de multiples prospections permettent d'acquérir un aperçu de l'extension de ce groupe au sein des aquifères à perméabilité d'interstices.

— une étude suivie, en quelques stations bien délimitées, laisse apparaître les variations enregistrées aussi bien pour les paramètres caractéristiques du biotope qu'au niveau de la biocénose.

Cette dernière étude a porté sur la région du Saint-Gironnais qui englobe le Laboratoire souterrain du C.N.R.S. et où les recherches de spécialistes ont trait à l'analyse des composants tant biologiques qu'hydrologiques des divers milieux aquatiques rencontrés. J'ai pu y mettre en évidence la présence de trois espèces de Triclades hypogés appartenant à trois genres différents : *Plagnolia vandeli*, *Atrioplanaria delamarei* et *P.* (*Fonticola*) *vitta*.

Le milieu perméable en petit, ainsi qu'il est défini de façon théorique, peut présenter de multiples aspects. Pour faciliter cet exposé j'envisagerai les deux distinctions suivantes :

- les sous-écoulements de rivières,
- les nappes.

— Par sous-écoulement de rivière, il faut entendre les circulations d'eau s'écoulant relativement vite dans les sédiments situés immédiatement sous le lit du cours d'eau et près de celui-ci. Ce milieu possède en général une porosité forte, seul paramètre qui amène à le distinguer de la nappe alluviale proprement dite ; Orghidan (1959) le nomme biotope hyporhéique.

— Les nappes correspondent à l'ensemble de l'eau saturant la couche aquifère qui les définit. Je considèrerai les nappes liées aux rivières, ou nappes alluviales, indépendamment de celles des formations sableuses ou mollassiques ; le milieu hypotelminorhéique sera traité dans cette catégorie d'aquifères.

I. — *LE SOUS-ÉCOULEMENT DES RIVIÈRES*

1. *Le sous-écoulement du Nert*

En juillet 1967, à la suite de la récolte d'une partie antérieure de Triclade (leg. R. Rouch) dont l'appartenance à l'espèce *P. vandeli* me parut probable, j'entreprenais d'appâter régulièrement et en différents points les eaux du Nert, prorédant à des échantillonnages tout au long du cours du ruisseau. Les prélèvements effectués selon la technique de pompage Bou-Rouch [1] se trouvent disséminés en 17 stations, sur les huit derniers

1. Étude effectuée en collaboration avec Mlle F. Lescher-Moutoué.

Source : MNHN, Paris

kilomètres du cours d'eau comme l'indique la figure 35. Lors de chaque récolte, 60 litres d'eau sont filtrés, 14 à 15 h après que les appâts aient été introduits dans des tubes enfoncés à des profondeurs variant de 0,70 à 1,10 m.

Les Triclades sont représentés par trois espèces dans 12 des 17 points de prélèvements : les *Phagocata* se rencontrent au niveau des stations de l'amont (st. 1, 2, 3, 6, 9, 10 et 12) ; *Atrioplanaria delamarei* se récolte en grand nombre dans les stations intermédiaires (9 et 11 ; elle apparaît quelquefois en 16) ; *Plagnolia vandeli* s'observe uniquement dans le sous-écoulement de l'aval du ruisseau (st. 12 à 16).

La station 16 est celle qui a été choisie, et étudiée avec régularité, dans le but de préciser si les populations que l'on y rencontre sont constantes ou si elles subissent des fluctuations en cours d'année.

A. *Faunistique* [1]

Outre les trois espèces de Triclades, de nombreuses formes aquatiques ont pu être déterminées. Deux genres de Gastéropodes, *Horatia* (Hydrobiidae), *Moitessieria* (Micromelaniidae), ont été récoltés ainsi que 26 espèces de Crustacés répartis de la façon suivante :

Ostracodes : *Candona* aff. *neglecta* Sars et *Potamocypris* aff. *wolfi* Brehm.

Cyclopides : six genres et neuf espèces dont quatre hypogées : *Acanthocyclops stammeri westphalicus* Kiefer, *Specyclops racovitzai* (Chappuis), *S. kieferi* Lescher-Moutoué et *Graeteriella rouchi* Lescher-Moutoué.

Harpacticides : six genres et neuf espèces dont trois hypogées : *Nitocrella subterranea* Chappuis, *N. gracilis* Chappuis et *Parastenocaris dianae* Chappuis.

Isopodes : *Stenasellus virei boui* Magniez et *Microcharon rouchi* Coineau.

Amphipodes : *Ingolfiella* sp., *Niphargus gineti* Bou et *Niphargus kochianus* Bate, *Salentinella gineti* Balazuc.

B. *Caractéristiques physico-chimiques des eaux du sous-écoulement*

Du fait de son étroite vallée encaissée, creusée dans une série carbonatée dévonienne, le Nert ne semble avoir permis en aucun point de son cours le développement d'une nappe alluviale ; celle-ci se réduit alors au seul sous-écoulement. En effet, dans la partie la plus large de la vallée (st. 8) ont été effectués en prairie de nombreux sondages qui n'ont jamais rencontré l'eau (les forages creusés de 10 à 1 m de distance de la berge atteignent la profondeur de 2 m au-dessous du niveau du lit du ruisseau).

Les données qui vont suivre portent sur les caractères de l'eau du sous-écoulement, prélevée directement par pompages effectués pour la plupart en un point de la station 16, à 0,70 m de profondeur.

— Le relevé des températures (figure 40) indique un maximum de 13,2°C et un minimum de 5°C, d'où une amplitude annuelle de 8,2°C. En comparant ces résultats à ceux obtenus pour le cours d'eau subaérien, nous voyons que les mesures peuvent être identiques à certaines époques. Le plus souvent, en période hivernale, la température du sous-écoulement est supérieure d'un demi à un degré à celle du ruisseau ; lorsque la température extérieure se réchauffe le phénomène s'inverse et l'eau du sous-écoulement présente environ un degré de moins que celle du ruisseau.

1. Je suis redevable de la détermination des différents groupes à de nombreux spécialistes qui voudront bien accepter mes remerciements : Hans Boeters (Gastéropodes), Jeanne Renaud-Mornant (Tardigrades), Dan Danielopol (Ostracodes), Françoise Lescher-Moutoué (Cyclopides), Raymond Rouch (Harpacticides), Nicole Coineau (Syncarides-Microparasellidae), Guy Magniez et Jean-Paul Henry (Asselloidea), Claude Bou (Amphipodes), Claude Berthélémy (Plécoptères).

Source : MNHN, Paris

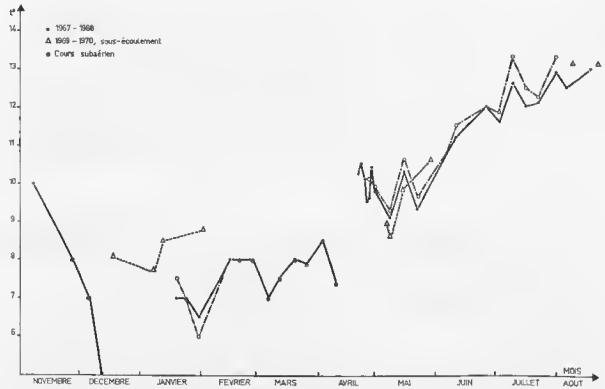


FIG. 40. — Température de l'eau du Nert au niveau de la station 16 ; valeurs instantanées relevées pour le sous-écoulement et pour le cours subaérien.

— En raison des variations journalières de la température, les relevés sont effectués aux mêmes heures (9 h à 9 h 30), à l'aide d'un thermomètre à mercure gradué au 1/10e. Les fluctuations de température du cours subaérien et de l'inferoflux sont enregistrées pendant une durée de trois jours (du 17 au 20.11.1970) au moyen d'un téléthermographe Lambrecht. Les courbes établies (figure 36) permettent de relever les faits suivants : la différence entre la température de l'eau du sous-écoulement et celle du ruisseau est la plus grande au moment du passage des maximums thermiques ; au contraire, cette différence est nulle ou presque lors du passage des minimums. Aucun déphasage n'apparaît en ce qui concerne le moment de passage des températures extrêmes des deux niveaux.

Le tableau ci-dessous résume les données de la figure 36.

Dates	18.11.1970	19.11.1970	20.11.1970
Température moyenne			
cours subaérien	8,7	9	8,4
sous-écoulement	8,9	9,2	8,5
Amplitude journalière			
cours subaérien	1,5	1	1,3
sous-écoulement	1,9	0,9	1,6

Source : MNHN, Paris

En plus des variations saisonnières, la température du sous-écoulement présente donc des variations journalières en relation directe avec les changements de température du cours aérien.

— Entre les résultats obtenus pour les analyses chimiques de l'eau de sous-écoulement, à différentes périodes (tableau 17), et pour celles du cours subaérien du Nert, il apparaît des différences infimes ; la circulation souterraine de l'eau n'entraîne des modifications que pour les mesures de résistivité qui sont toujours inférieures à celles du ruisseau. En période de crue il est possible de suivre l'accroissement des valeurs respectives de la résistivité des deux parties du cours d'eau ; ainsi lors de la crue des 7 et 8 mai 1970 la résistivité atteignait la valeur de 11 406 Ω-cm dès le début de la crue pour redescendre à 9 806 Ω-cm 36 h plus tard. Au contraire, la résistivité de l'eau du sous-écoulement qui était de 9 014 Ω-cm le 7 mai n'a augmenté faiblement qu'après un temps de latence de 24 h ; ceci s'explique par la vitesse plus réduite de l'écoulement au niveau des sédiments profonds. En période d'étiage s'observent les valeurs minimales de la résistivité ; elles sont encore deux fois supérieures aux taux moyens de minéralisation signalés pour les eaux d'origine karstique.

Tableau 17. — *Caractéristiques physico-chimiques des eaux de sous-écoulement du Nert.*

Dates	T A C	O_2 ppm	pH	ρ à 20°C	t° C
8.01.70	8,5		7,5	9900	7,70
5.02.70	6	11	8,2	8131	8,80
5.03.70	7,5	11		8233	
7.04.70	6,5	11		8858	
*7.05.70				9014	8,90
*8.05.70	5,5	8		9126	10,25
28.05.70				9297	10,60
**14.08.70	9	11	7,9	5682	13,20
17.11.70	8	11	7,7	5880	9,50
	TH total	TH Ca^{++}	TH Mg^{++}	SO_4^{--}	SiO_3^{--}
17.11.70	9	7	2	19	9

C. *Étude du peuplement par les Planariidae*

a) *Plagnolia vandeli.*

Les prospections ont permis de localiser cette espèce sur 1 500 m du cours d'eau ; 114 prélèvements y ont été opérés au niveau de la station 16.

Recensement et abondance des récoltes

Les prélèvements hebdomadaires portent sur le tube 1 (— 1,10 m) et le tube 2 (— 0,70 m). Le graphique de la figure 41 rend compte de l'abondance de *Plagnolia vandeli* dans les prélèvements effectués depuis le mois d'août 1967 jusqu'au mois d'août 1968. Bien que peu abondantes, les *Plagnolia* ont été régulièrement récoltées par 1,10 m de profondeur ; 68 individus proviennent de pompages du tube 1 et 17 seulement des prélèvements du tube 2 (tableau 18).

Le tube 1 a fourni 80 % du total des récoltes, ce qui indique l'horizon préférentiel fréquenté par cette espèce. La température ne peut expliquer cette localisation. Il apparaît à ce niveau un appauvrissement de la macrofaune représentée par *Niphargus* (48 individus) et *Stenasellus* (622 individus)

Source : MNHN, Paris

que l'on récolte en abondance au tube 2 (484 *Niphargus*, 2 976 *Stenasellus*) ; en raison des faibles besoins alimentaires des Triclades hypogés, la prédation ne peut être tenue pour responsable de cette manifestation. Il se pourrait donc que la très grande concentration de ces Crustacés à la profondeur de 0,70 m soit néfaste à l'implantation des Triclades.

Fréquence du stade adulte

J'ai noté lors de chaque récolte, le nombre d'individus sexués ainsi que celui des régénérats recueillis ; ces derniers sont au nombre de deux. Toutefois, ces résultats ne permettent pas de conclure à l'existence d'une reproduction asexuée au sein de la population du sous-écoulement du Nert ; en effet, les deux fois, les fragments montraient une section très récente, sans aucune cicatrisation ou blastème. Il se peut que seule la méthode de récolte employée soit responsable de la section.

TABLEAU 18. — *Recensement des* Plagnolia vandeli *récoltées par pompages dans le sous-écoulement du Nert.*

Date	t. 1	t. 2	N. sexués	N. régénérats
3.08.67	3		3	
5.08.67	4		4	
6.08.67		1	1	
10.08.67	3		2	
22.08.67	3		2	
29.08.67	1		0	
5.09.67	2		2	
19.09.67	2		2	
26.09.67	2	2	3	
4.10.67		1	1	
11.10.67	1		0	
18.10.67	3	1	3	
24.20.67	7		0	
8.11.67	1	3	1	1
14.11.67	4		2	
22.11.67	2		2	
12.12.67	3		2	1
25.01.68	3		1	
1.02.68	1		1	
26.03.68	1		0	
9.04.68	3	2	2	
17.04.68	1		1	
23.04.68	5	1	4	
25.04.68		1	0	
27.04.68	1	1	1	
1.05.68	4		3	
8.05.68	2		2	
9.07.68		2	1	
16.07.68	1	1	1	
9.08.68	2		0	
21.09.68	3	1	2	
Total	68	17	49	2
Total général.	85	Immatures	34	

Source : MNHN, Paris

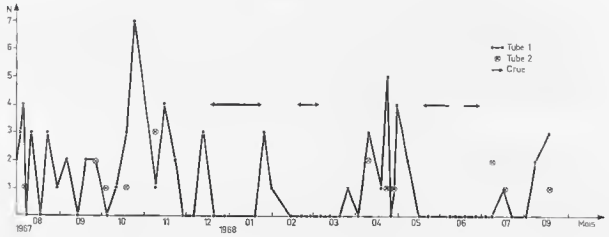


FIG. 41. — Le Nert ; variations du nombre N. de *Plagnolia vandeli* récoltées, en fonction du temps. Le nombre d'individus récoltés est consigné en ordonnée ; la ligne brisée concerne les résultats obtenus au niveau du tube 1, les points isolés correspondent aux données du tube 2. Les points zéro, reportés également en ordonnée, indiquent les prélèvements négatifs.

Le nombre des individus sexués est élevé ; il représente 57 % de la totalité des récoltes. Les stades immatures, de très petite taille, sont plus rares ; quant aux cocons, ils semblent absents de ce biotope puisque je n'ai jamais pu en observer dans les sédiments rejetés par la pompe ; je ne les ai pas davantage observés par transparence, au niveau de l'atrium des adultes, ni obtenus en élevage [1].

Action du phénomène de crue

Lors des périodes de crue, les Triclades ne viennent plus aux appâts ; l'eau des pompages est trouble et riche en débris végétaux, ce qui permet de supposer que de profonds remaniements doivent se produire dans les sédiments immergés.

Cette disparition provisoire de certains groupes de l'interstitiel proche de la surface a été signalée par Angelier (1953, p. 96) qui l'explique par une migration en profondeur, migration qui correspondrait à l'apparition de ces mêmes formes au niveau des puits par exemple. Motas et Serban (1964, p. 328) discutent cette interprétation et considèrent que « pendant les périodes de crue, il est possible que la faune phréatobie soit entraînée vers la surface de la nappe phréatique des rivières par la force de l'eau. Il s'agirait par conséquent non seulement d'une circulation de cette faune mais aussi d'une action hydrodynamique ». Ils appuient cette hypothèse sur le fait qu'il leur a été donné de récolter des Planaires souterraines (non déterminées) sous plusieurs dalles, submergées pendant la crue et exondées ensuite, ainsi que dans des sondages effectués dans un dépôt alluvionnaire en forme d'île situé sur les berges de la rivière Motru (Olténie). Contrairement à ces auteurs, je n'ai pas remarqué, après les crues, une abondance plus grande de Triclades dans les prélèvements ; en revanche mes observations concordent lorsqu'il s'agit des divers types de Crustacés.

La méthode de récolte utilisée permet d'accéder, même pendant les crues, au biotope étudié et il est toujours possible de comparer les résultats des prélèvements effectués par pompages, ce que n'autorisent pas les sondages creusés sur les berges, submergées par période. L'appauvrissement de la faune lors des crues est donc un phénomène effectif et non pas imputable à l'emplacement des prélèvements dans le cas précis de cette étude.

1. Il convient de noter que fort peu d'individus prélevés par la méthode de pompage se maintiennent en élevage. Ceci doit être attribué à deux causes : la fragilité extrême des animaux gorgés de nourriture et le traumatisme dû au passage du clapet de la pompe. Les animaux utilisés pour l'expérimentation proviennent de récoltes faites par chasse à vue ou par piégeage en grotte.

Source : MNHN, Paris

Discussion des résultats

La multiplicité des pompages effectués après l'introduction d'appât n'entraîne pas un épuisement rapide de la faune ; un exemple précis est fourni par des récoltes quotidiennes échelonnées du 23 au 27 avril 1969 (tableau 19). Ce phénomène plaide en faveur de la présence d'abondantes populations aux abords de la station 16 qui ne constitue donc pas une colonie isolée en ce point ; la faune s'y renouvelle régulièrement.

TABLEAU 19. — *Le Nert. Prélèvements au niveau de la station 16.*

Récoltes	tube 1 (— 1,10 m)						tube 2 (— 0,70 m)					
Dates	23.04	24.04	25.04	26.04	27.04	1.05	23.04	24.04	25.04	26.04	27.04	1.05
Plagnolia	5	0	1	0	1	4	1	0	0	0	1	0
Stenasellus	14	4	7	13	4	11	9	14	47	14	27	100
Niphargus	2	2	0	0	0	0	5	1	2	1	6	3

La population la plus importante (exception faite des Copépodes) est constituée par les *Stenasellus* dont une récolte a fourni le nombre remarquable de 350 individus à différents stades (le 6.08.1967). Les *Plagnolia* sont capturées fréquemment mais en petit nombre ; cependant, l'existence d'un fort pourcentage d'animaux sexués montre que cette espèce est implantée dans ce biotope où elle se développe de façon normale.

L'association *Stenasellus-Niphargus* semble établie en de nombreux points du sous-écoulement ; les *Plagnolia* participent à cette association, et la biocénose réalisée demeure stable au cours des saisons (en dehors des périodes de crues). Cette biocénose se développe largement au sein du milieu interstitiel de la vallée où vivent également deux autres espèces de Planariidae.

b) *Atrioplanaria delamarei*

Ces Triclades sont les seuls représentants de la macrofaune recueillie au niveau des stations 9 et 11. La plupart des individus sont immatures, de taille moyenne pour l'espèce.

Aucun cocon n'a été obtenu par pompage mais la trentaine d'individus récoltés placés en élevage à basse température s'est reproduite exactement comme l'espèce type provenant de la source de Durban.

c) *Phagocata sp.*

Cette dernière espèce demeure indéterminée en raison de l'absence d'individus sexués. Elle est constante dans les stations du Nert situées en amont ; ces stations sont voisines de la 5e galerie de mines des Abères (Biospeologica : LXXVIII, p. 371) dont elles sont distantes de 200 m, en altitude. Une *Phagocata* aff. *vitta* s'observe fréquemment dans la laisse d'eau de l'entrée de cette galerie. L'espèce du sous-écoulement en diffère extérieurement par l'absence d'yeux.

2. *Le sous-écoulement du Volp*

Affluent de rive droite de la Garonne, le Volp prend sa source à l'altitude de 530 m. Son cours, orienté d'Est en Ouest, de faible pente (1 à 3 %), est creusé dans des marnes schisteuses cénomaniennes avant de pénétrer sous un « tuc » de calcaire compact aptien à faciès urgonien où il se perd pour réapparaître à l'altitude de 445 m, 1500 m en aval ; il coule alors à nouveau dans le flysh cénomanien.

Cinq tubes implantés permettent d'effectuer des pompages dans le sous-écoulement du Volp : trois se situent en amont de la perte, deux en aval de la résurgence (figure 42).

Source : MNHN, Paris

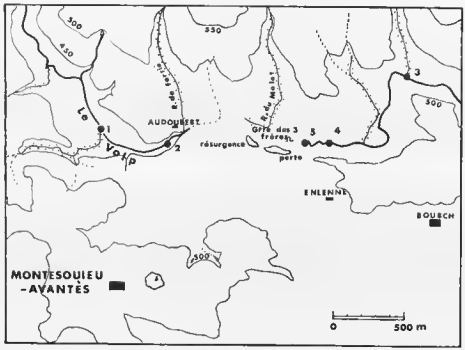


Fig. 42. — Le Volp ; localisation des stations prospectées.

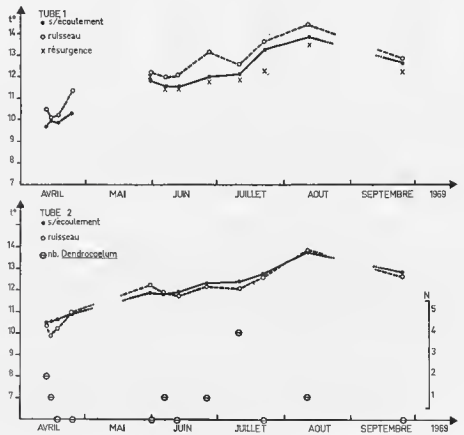


Fig. 43. — Température de l'eau du Volp au niveau du tube 1 et du tube 2 ; valeurs instantanées relevées pour le sous-écoulement et pour le cours subaérien. Variation du nombre N. de *Dendrocoelum lescherae*, à la station 2.

Source : MNHN, Paris

A. *Faunistique*

Outre *Dendrocoelum lescherae* et le Tardigrade *Macrobiotus macronyx* Dujardin, quelques Crustacés ont été capturés. Les Ostracodes sont représentés par l'espèce *Cryptocandona vavrai* Kaufmann. Des Bathynelles et *Stenasellus virei virei* Magniez se récoltent ainsi que des *Niphargus*.

B. *Caractéristiques physico-chimiques des eaux du Volp*

— Le cours d'eau se trouve soumis à un régime pluvial. Les fluctuations des températures relevées à diverses périodes sur six mois sont consignées sur le graphique de la figure 43 où sont reportées les mesures [1] prises dans le sous-écoulement et le ruisseau aux stations 1 et 2 ainsi qu'au niveau de la résurgence. Une anomalie se produit régulièrement en 2 : la température de l'eau du sous-écoulement est supérieure à celle du ruisseau subaérien, en toute saison ; elle est encore de l'ordre de 9°C en hiver. Des mesures chimiques n'ont mis en évidence aucune particularité, tout au moins pour la résistivité qui se situe entre 2 000 et 3 500 Ω-cm (tableau 20).

Tableau 20. — *Valeurs calculées à 20 °C de la résistivité de l'eau du Volp en trois stations.*

Dates	Résurgence Volp	Sous-écoulement t_1	Sous-écoulement t_2	Dates	Résurgence Volp	Sous-écoulement t_1	Sous-écoulement t_2
14.04.69	2483	2289	2283	25.06.69	2517	2192	2390
17.04.69	2543	2239	2384	10.07.69	2503	2155	2590
24.04.69	3209	2388	2575	11.08.69	2641	2179	2398
30.05.69	2476	2166	2175	24.09.69	2609	2227	2274
6.06.69	2286	2135	2288	15.01.70	2641	2264	2476
12.06.69	2492	2109	2375	22.01.70	3576	2393	2835

pH = 7,5 ; TAC = 24 ; TH total = 25 (Ca = 20,5 ; Mg = 4,5) au niveau de la résurgence du Volp (le 22.01.1790.)

C. *Présence de* Dendrocoelum (Dendrocoelidés) lescherae

Cette espèce a été recherchée le long du parcours souterrain du Volp, dans les eaux libres et le milieu interstitiel. Je ne l'y ai pas rencontrée et pas davantage dans le cours du ruisseau situé en amont de la perte. Elle semble uniquement localisée en aval de la résurgence, en la station 2 où l'on peut penser qu'une arrivée d'eau souterraine latérale serait à l'origine de son implantation. Cette hypothèse est avancée en raison de l'anomalie thermique relevée en ce point.

Ce phénomène n'est pas sans rappeler la présence de *D.* (*Amyadenium*) *vandeli* dans la Baillaury où, seulement en période de hautes eaux, l'eau souterraine affleure parmi les schistes métamorphisés et apparaît en « petits filets d'eau qui sourdent au milieu de graviers et de galets » (Vandel, 1922, p. 167).

Détail des récoltes

Le nombre de *Dendrocoelum lescherae* récoltés est reporté sur la figure 43 ; dix individus ont été capturés, d'avril à septembre 1969, en douze prélèvements obtenus par pompage du tube de la station 2,

1. Étude effectuée en collaboration avec Mademoiselle F. Lescher-Moutoué.

Source : MNHN, Paris

après pose d'appâts ; en janvier 1970, par deux fois un Dendrocoele était rejeté en cette même station [1]. *D. lescherae* était recueilli pour la première fois en la station 1, le 22.01.1970 (sous-écoulement = 7,5ºC ; ruisseau = 7,05ºC).

Parmi les treize individus capturés, six étaient sexués et cinq représentaient des formes jeunes (un récolté le 6.06.1969 et quatre le 10.07.1969). Alors que la taille des individus sexués atteint 14 à 16 × 3,5 mm, les immatures placés en élevage ne mesuraient que 9 × 1,2 mm et les plus jeunes 6 × 1,1 mm.

Discussion des résultats

Étant donné le petit nombre de Dendrocoeles récoltés, il est difficile de parler d'un peuplement du sous-écoulement du Volp ; les Triclades, comme les *Stenasellus*, ne semblent pas fréquents à ce niveau, bien que régulièrement présents. Ces derniers ont été signalés dans la grotte des Trois Frères (galeries supérieures fossiles du cours souterrain du Volp) où ils ont été capturés par deux fois en un seul exemplaire, ce qui tend à prouver, selon Magniez (1967), que cette grotte constitue un habitat temporaire pour quelques individus égarés (mais il s'agit alors de la sous-espèce *S. virei hussoni* et non pas de *S. virei virei*, qui se retrouve par ailleurs dans la nappe alluviale du Tarn). Seuls des *Stenasellus* adultes ont été obtenus ; au contraire chez les Dendrocoeles les individus sont à des stades d'âge différents.

3. *Autres exemples de la présence des Triclades au niveau des sous-écoulements*

Du bilan de mes prospections, je ne retiendrai que les données positives qui sont de beaucoup les moins nombreuses ; et encore toutes les récoltes signalées concernent-elles uniquement l'espèce *Phagocata vitta*.

A. *Stations des Prépyrénées*

Une souche asexuée de *Phagocata* a été récoltée dans le Lasset, affluent de rive gauche de l'Hers, en deux stations proches du confluent où elle cohabite avec des *Niphargus* (le 22.10.1969, sous-écoulement = 10ºC et 10,7ºC). Une dizaine d'individus, après plus d'une année d'élevage, ne portent toujours pas trace d'appareil copulateur.

Des *P. vitta* se retrouvent dans le sous-écoulement de l'Aude, à deux km en amont de Quillan, associées à des *Niphargus* et à de nombreux Mermithidae. Six individus, placés en élevage à basse température, se sont comportés comme les *Fonticola* capturées à Callong (ces deux stations sont distantes, à vol d'oiseau, d'environ sept km).

B. Phagocata vitta *au niveau du Tarn*

J'ai étudié le matériel récolté par Bou (1968) qui a fourni une analyse détaillée des biotopes prospectés dans la région située en bordure sud-ouest du Massif Central et défini leur peuplement.

P. vitta n'a été obtenue qu'en une seule des quarante stations de récoltes. Il s'agit de la station de Pont de Courris (st. 3, Carmaux ; 604,90 × 182,40 ; alt. 210 m) où les Triclades ont été capturés au niveau de la plage constituée par les sédiments alors émergés du Tarn, par 0,40 m de profondeur.

Les variations thermiques sont importantes : la température qui est de 6,5ºC en janvier, atteint 17,5ºC en août, ce qui implique une amplitude annuelle de l'ordre de 11ºC pour l'eau de sous-écoulement : celle-ci est de 18ºC pour le cours subaérien du Tarn, colonisé par *Dugesia tigrina*.

1. Le 16.01.1970 : sous-écoulement = 9,15ºC ; ruisseau = 6,2ºC.
Le 22.01.1970 : sous-écoulement = 9, 2ºC ; ruisseau = 7,05ºC.

Source : MNHN, Paris

En dehors de quelques Oligochètes et larves d'Insectes, des Crustacés se trouvent également associés à *P. vitta* : *Stenasellus virei virei*, *Niphargus gineti* et *N. longicaudatus* (Costa). Les genres *Elaphoidella*, *Speocyclops* et *Acanthocyclops* sont régulièrement représentés au niveau de la microfaune.

En résumé, ces quelques exemples montrent que le sous-écoulement des rivières peut constituer l'un des habitats des Triclades hypogés ; ceux-ci trouvent dans les sédiments immergés des conditions particulièrement favorables à leur développement.

II. — *LES NAPPES*

1. *Nappes accessibles par un puits*

A. *Nappe alluviale du Salat*

Accessible par un puits maçonné creusé sur la rive gauche du Salat, à Kycheil (Saint-Girons ; 5,05 × 75 ; alt. 405 m), cette nappe héberge l'espèce hypogée *Plagnolia vandeli* qui peuple également vers l'aval le sous-écoulement du Nert, à 5 km au Sud-Est de cette station.

Les six individus récoltés étaient immatures (leg. C. Bou) ; maintenus en élevage pendant une année, trois d'entre-eux ont atteint le stade adulte. *Stenasellus virei* a été signalé dans un puits situé à 50 m du précédent (Magniez, 1968).

B. *Nappe alluviale de l'Isère*

A Châteauneuf, des pompages effectués sans appât (le 08.09.1969) fournissent des individus sexués appartenant à l'espèce *P. vitta*, associés à des Bathynelles et des Cyclopides.

C. *Nappes de l'Albigeois*

Les prospections de C. Bou l'ont conduit à recueillir, outre les Amphipodes objet de ses recherches, l'espèce *Dendrocoelum regnardi*. Considéré comme le plus grand des Paludicoles hypogés, puisqu'il peut atteindre 40 mm de long, alors que la taille moyenne du genre ne dépasse guère 20 mm, il a été récolté pour la première fois en janvier 1943 dans deux grottes du Bas-Causse de Limogne, dans les gorges de la Bonnette ; j'ai pu l'y retrouver lors d'une visite des grottes de cette région (le 19.08.1963).

La présence de *D. regnardi* dans les nappes de l'Albigeois et dans une rivière souterraine de la vallée de l'Aveyron (grotte de Cabéou) a permis de montrer la répartition régionale de cette espèce.

a) *Nappe alluviale du Tarn*

La première station de *D. regnardi* consiste en un des deux puits de la Mouline du Gô à Albi (Carmaux ; 585,80 × 181,60 ; alt. 165 m) ouverts sur la nappe alluviale [1].

Les récoltes faites par piégeage à la balance appâtée ont fourni *Niphargus gineti* et *N. kochianus pachypus* Schellenberg ainsi que *Geocentrophora boui* de Beauchamp et Gourhault.

Cette dernière espèce appartient à l'ordre des Périlécitophores dont les représentants sont très répandus dans les eaux douces et saumâtres, les mousses et la terre humide. Les formes hypogées sont très rares ; un puits profond de Nouvelle-Zélande a donné les deux espèces connues = *Prorhynchus putealis* Haswell et *P. haswelli* Steinböck. L'étude histologique de cette nouvelle espèce a montré la coexistence de certains des caractères génériques isolant *Geocentrophora* de Man de *Prorhynchus* Schulze, dont il diffère peu. La canule est incontestablement droite (*Prorhynchus*) chez *G. boui*, alors que le bulbe et l'appareil copulateur sont semblables à ceux des *Geocentrophora* ; ceci pourrait donc remettre en cause la distinction des deux genres.

1. Température comprise entre 11°C (mars) et 13°C (octobre). Le 25.05.1970 : pH = 6,8 ; O_4 ppm = 8 ; ρ à 20°C = 3 100 Ω-cm ; TAC = 6 ; TH total = 14 ; TH Ca = 12 ; TH Mg = 2 ; So_4^{--} = 70 et Cl^{-} = 17,5 mg/l.

Source : MNHN, Paris

Une quarantaine de *D. regnardi* (leg. Bou, le 25.02.1964) a vécu quelques mois au laboratoire de Toulouse ; transportés dans la grotte de Moulis ils sont morts rapidement. D'autres essais infructueux d'élevage ont montré l'impossibilité de conserver les formes provenant des eaux souterraines de l'Albigeois dans les eaux de l'Ariège ; l'analyse physico-chimique des deux types d'eaux [1] indique cependant des différences de valeurs non significatives.

Le pourcentage des jeunes *D. regnardi*, jamais observés dans les habitats karstiques, est supérieur à 50 %. La taille des adultes est inférieure à celle des animaux capturés dans les grottes ; la longueur en extension atteint 18 mm, elle est de 0,7 mm chez le jeune.

b) *Nappes mollassiques*

— le puits de la Cordonnarié (Alhi : 575,50 × 191 ; alt. 280 m), atteint une de ces nappes. La parasité très faible du substrat ne permet pas le formation dans ces terrains d'une nappe profonde importante. *D. regnardi* s'y rencontre, associé à *Niphargus longicaudatus* ; trois individus ont été récoltés en avril 1967 et trois le 10.02.1969.

— le puits de Mascrabières est situé dans le hameau de la Crouzalié, commune de Castelnau-de-Lévis, Albi (Tarn).

Quatre *D. regnardi* capturés par Bou en février 1969 ont été étudiés ainsi que les trois recueillis lors de mes prélèvements du 25.05.1970 [2].

2. *Nappes accessibles par une source*

A. *Milieu hypotelminorhéique*

J'envisagerai tout d'abord ce que Mestrov a défini en tant que milieu hypotelminorhéique puisqu'il a voulu y voir le milieu d'origine de quelques espèces aquatiques hypogées. J'ai étudié le matériel que cet auteur a récolté en divers points de sortie d'eau superficielle aux abords de la grotte du Plagnol de la Plagne (Chapitre IV).

Les Planaires qui peuplent ces biotopes appartiennent toutes au sous-genre *Fonticola* que nous retrouvons aussi dans des stations identiques le long de l'anticlinal de Moulis. Selon Mestrov (1962 *b*, p. 86) ces Planaires « entrent directement dans la grotte du Plagnol par son ouverture, avec l'eau qui s'écoule du sol et qui glisse sur les roches imperméables, elles subsistent dans toutes les parties où l'eau s'écoule lentement. Le milieu d'origine des espèces vivant dans cette grotte est donc cette couche du sol, ou biotope hypotelminorhéique et le contact direct entre ce biotope et la grotte explique la richesse faunistique de cette dernière ». Mais les *Fonticola* n'ont jamais été observées dans la grotte ; celle-ci héberge l'espèce *Plagnolia vandeli*, à l'exclusion de toute autre forme de Turbellariés. Au niveau des Triclades, l'interprétation et l'exemple donnés par Mestrov ne peuvent donc être retenus.

La présence des Triclades dans les petites nappes superficielles a été signalée par Remy (1926) qui récolte *Dendrocoelum remyi* et *Phagocata albissima* dans les sources temporaires des environs de Servanec et Saint-Nicolas-de-Port, dans l'Est de la France.

Dans les Pyrénées, en dehors des deux stations signalées par Mestrov, il est possible de rencontrer *P. vitta* dans un certain nombre de sources qui correspondent aux exutoires de ces nappes superficielles.

a) Fontaine des Oiseaux (Saint-Girons : 498,60 × 72,20 ; alt. 480 m). *P.* aff. *vitta*, asexuée est associée dans cette source temporaire à *Stenasellus virei lussoni* et à des *Niphargus*.

1. Eau de la grotte-laboratoire : pH = 8 ; ρ à 20°C = 3 068 Ω-cm ; TAC = 19,5 ; TH total = 19 ; TH Ca = 13 ; TH Mg = 6 ; SO_4^{--} = 22 et Cl^- = 3 mg/l.

2. t = 11,6°C ; pH = 7,8 ; O_2 ppm = 4 ; ρ à 20°C = 1 050 Ω-cm ; TAC = 14,5 ; TH total = 33 ; TH Ca = 22 ; TH Mg = 11 ; SO_4^{--} = 110 mg/l.

Source : MNHN, Paris

b) Sources de Durban (Mas d'Azil : 520,24 × 80,60 ; alt. 367 m).

Deux sources jaillissent en prairie, de part et d'autre d'un petit ruisseau tributaire de l'Arize, affluent de rive droite de la Garonne. Il s'agit dans les deux cas de sources temporaires affleurant dans les alluvions recouvrant une série carbonatée. Ces deux sources se mettent à couler en début d'hiver et sont alimentées jusqu'au printemps ; elles peuvent tarir pendant quelques jours et se remettre en eau. Mais à partir du mois de juin elles sont sèches jusqu'à l'hiver suivant, comme l'ont montré de nombreuses visites ; de violents orages et des pluies d'été n'entraînent pas leur remise en eau.

La source n° 1, dès sa sortie, s'étale en une zone marécageuse ; les Triclades se récoltent aussi bien par filtrage (ainsi que *Stenasellus virei virei*, *Niphargus* sp. et des Cyclopoïdes représentés par deux espèces hypogées) que dans les terrains temporairement gorgés d'eau [1] où ils viennent aux appâts. Il s'agit d'individus, toujours asexués, du genre *Phagocata*.

La source n° 2 située quelques mètres en aval héberge une espèce différente de Planariidae : *Atriplanaria delamarei* ; celle-ci est rejetée en abondance lorsque le débit de la source [2] est à son maximum. Lorsqu'il se stabilise les individus demeurent à l'intérieur de l'exutoire, circulant le long des radicelles. Par filtrage se récoltent *Stenasellus v. virei*, *Niphargus* et des Copépodes dont une seule forme est hypogée.

Le nombre de Triclades entraînés vers l'extérieur est très élevé ce qui plaiderait en faveur de la présence d'une population importante au sein de la nappe. Mais il est évident que ces deux sources sont alimentées à partir de deux aquifères différents car il est impossible qu'il puisse y avoir sélection des espèces uniquement au niveau de l'exutoire (ce que confirment les analyses physico-chimiques des eaux).

B. *Nappes de l'Aude*

a) *Source de Mathalis* (Lavelanet : 572,20 × 69,5 ; alt. 461 m).

Située dans les grès du Maestrichien moyen, cette source jaillit en bordure de la route et ses eaux sont collectées dans un abreuvoir. Les animaux pris au piège de ce dernier peuvent survivre tant que les conditions demeurent constantes. C'est ainsi qu'était récolté *Dendrocoelum tuzetae*, associé à d'abondants *Niphargus* et à l'Isopode *Faucheria faucheri* dont cette source représente la station la plus occidentale reconnue à ce jour. *Centhonectes gallicus* Chappuis, Harpacticide à vaste distribution pyrénéenne s'y capture avec *Elaphoidella bouilloni* Rouch récoltée par ailleurs en Ariège.

Les sept *D. tuzetae* recueillis le 17.04.1964 étaient tous sexués ; depuis lors, la source est captée. Cette même espèce de Triclade se rencontre en une autre source distante de Mathalis d'une vingtaine de kilomètres :

b) *Source de la Maison Forestière, forêt de Callong* (Lavelanet : 580 × 63,5 ; alt. 900 m).

Cette source se situe dans les marnes de l'Aptien supérieur, à faible porosité, permettant cependant la formation de nappes. Son débit, faible en période estivale, peut être nul et l'eau stagne dans le bassin (5.10.1968) ce qui n'entraîne cependant pas la disparition des Planaires ; la source aménagée coule dans un bassin couvert où les Triclades rejetés s'observent, sur le fond et sur les parois de l'auge. La faune accompagnatrice est d'origine épigée, mais *P. (Fontivola) vitta* se capture également à ce niveau.

Les animaux sont entraînés vers l'extérieur lors du gonflement de la nappe, comme dans tous les cas précédents ; et c'est ainsi que s'explique la présence de diverses espèces de Phinaires au niveau de captages, celle de *P. vitta* dans une cave nancéenne (Husson, 1939) ou de Dendrocoeles en quelques dépressions du Banat (Botosaneanu, 1970, p. 253).

1. La température varie de 10,5°C (le 25.02.1970) à 12°C (le 17.04.1969). Le 18.02.1971, t = 11,3°C ; pH = 7,6 ; O_2 ppm = 10 ; ρ à 20°C = 2 630 Ω-cm ; TAC = 23 ; TH total = 24 ; SO_4^{--} = 18 et Cl^{-} = 6 mg/l. Le 30.03.1971, pH = 7,35 ; O_2 ppm = 9 ; ρ à 20°C = 2 450 Ω-cm ; TAC = 25 ; TH total = 25 (Ca = 9,5 ; Mg = 15,5) ; SO_4^{--} = 3 et Cl^{-} = 6 mg/l.

2. La température varie de 7,5°C (le 6.03.1970) à 10,5°C (le 25.01.1970). Le 18.02.1971, t = 9,3°C ; pH = 7,6 ; O_2 ppm = 9 ; ρ à 20°C = 2 360 Ω-cm ; TAC = 22 ; TH total = 29 ; SO_4^{--} = 55 et Cl^{-} = 6 mg/l. Le 30.03.1971, pH = 7,4 ; O_2 ppm = 8 ; ρ à 20°C = 2 060 Ω-cm ; TAC = 25 ; TH total = 33 (Ca = 26 ; Mg = 7) ; SO_4^{--} = 65 et Cl^{-} = 9 mg/l.

Source : MNHN, Paris

A Callong, les Triclades ont été récoltés à différentes reprises :

le 17.04.1964, dix *D. tuzetae* dont six sexués et onze *Fonticola*,
le 21.03.1965, trois *D. tuzetae* dont deux sexués et treize *Fonticola*,
le 16.09.1965, trente-cinq *D. tuzetae* tous immatures,
le 4.10.1968, trois *D. tuzetae* dont un sexué,
le 12.11.1968, seize *D. tuzetae* dont un sexué et sept *Fonticola*.

Le cas de coexistence de deux espèces en une même station souterraine, sans toutefois être exceptionnel, est assez rare pour mériter d'être relevé. J'ai déjà signalé le phénomène en une des stations du sous-écoulement du Nert. Ainsi *A. notadena* et *D. gineti* s'observent dans la grotte de la Balme, *D. remyi* et *P. albissima* dans les sources de Saint-Nicolas-de-Port, *A. notadena* et *P. vitta* dans la Bruche. La plus remarquable association de Triclades se trouve réalisée dans les eaux du lac d'Ohrid.

En certains points se produit une pénétration d'espèces épigées dans un habitat de formes hypogées : *P. felina* se rencontre dans le ruisseau souterrain de la grotte de l'Église, où vit *D. chattoni*, et dans celui de la grotte de Béthlarram qui abrite l'espèce *D. beauchampi*. *C. alpina* est signalée de la grotte du Gniers vif et de la résurgence de la Goule noire qui toutes deux hébergent *D. gineti*.

Une autre particularité de cette station réside dans le fait que les espèces de Planaires qui s'y récoltent sont toutes deux parasitées [1] par une Grégarine ; la proportion d'individus infestés est forte. Sur le vivant ces Grégarines apparaissent sous la forme de petits glomérules blanc mat ; sur coupe les cellules à gros noyau sont au stade végétatif.

III. — *CONCLUSION*

Au niveau des terrains perméables en petit j'ai envisagé les diverses possibilités écologiques offertes aux Triclades hypogés.

1. Le milieu interstitiel réalisé par les sous-écoulements de rivières constitue un biotope favorable au développement de ces formes. L'obscurité régnante est totale, l'amplitude thermique annuelle est toujours inférieure à celle des cours d'eau subaériens ; de même les valeurs de la résistivité sont moins élevées pour l'interollux que pour le ruisseau auquel il est lié. Toutefois, lors des crues, peuvent se produire de profonds remaniements au sein des sédiments immergés.

De nombreux prélèvements montrent à l'évidence que le sous-écoulement des rivières de moyenne altitude est peuplé de façon continue mais non pas homogène. Quelques stations particulièrement riches peuvent être reconnues et les biocénoses qui les composent ne sont en général pas semblables.

L'étude régulière d'une de ces stations tout au long d'une année permet de relever certains points (exemple du Nert).

- Des populations d'espèces de grande taille, pendant longtemps tenues pour des types inféodés aux eaux de grotte, sont constituées au niveau de l'interstitiel du sous-écoulement (3 598 *Stenasellus* et 532 *Niphargus* ont été récoltés en 112 prélèvements).

- Des 85 *Plagnolia vandeli* capturées, 80 % l'ont été par pompages à 1,10 m de profondeur, ce qui précise l'horizon préférentiel de cette espèce (les Crustacés se trouvent surtout à 0,70 m).

1. Outre ce cas, je n'ai pu observer que deux autres exemples de parasites de Planaires hypogées. Un kyste de métacercaire de Trématode se trouve chez *D. banaticum* et des Nématodes infestent abondamment les tissus de *D. album*. Mais il me semble intéressant de signaler que nous sommes alors toujours en présence d'espèces hypogées associées à des formes épigées dans des habitats situés aux frontières du domaine souterrain. Bien que les modalités du parasitisme ne soient pas modifiées du fait que leur hôte mène un mode de vie hypogé, il se pourrait que certaines formes ne puissent effectuer tout leur cycle au sein des eaux souterraines, ce qui expliquerait la particularité qui vient d'être relevée.

Source : MNHN, Paris

- Un certain parallélisme s'observe entre les fluctuations des populations recensées. Cependant il n'apparaît pas de variations saisonnières et les espèces hypogées peuvent être récoltées tout au long de l'année, à l'exception des périodes de crues.
- Le pourcentage d'individus sexués atteint 57 % de la totalité des *Plagnolia* capturées.
- La multiplicité des prélèvements après introduction d'appât dans les tubes n'entraîne pas l'épuisement de la faune, ce qui implique un renouvellement de celle-ci et un large peuplement de l'interstitiel.

En raison de ce mode de vie interstitiel, la mise en évidence des populations de Triclades est fortement dépendante des techniques utilisées. Dans le cas du sous-écoulement le sondage Karaman-Chappuis et surtout le pompage Bou-Rouch permettent un accès continuel à ces biotopes.

2. Je n'ai pu aborder que succinctement l'étude du peuplement des nappes pour lesquelles l'on ne dispose que de données ponctuelles très limitées.

Les puits et les sources offrent les seuls moyens d'atteindre ce domaine souterrain ; quelques individus colonisent les premiers et les seconds abritent les animaux entraînés vers l'extérieur lors du gonflement de la nappe. C'est pourquoi nous ne pouvons, à l'heure actuelle, envisager d'étude écologique complète des nappes ; seul l'aspect qualitatif de la faune peut être analysé. Les Triclades doivent y être fréquents.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

HABITATS DES TRICLADES AU NIVEAU DES KARSTS

Cette étude est traitée comme précédemment, en complétant les données fragmentaires recueillies lors des prospections par une observation régulière de quelques stations déterminées.

C'est l'habitat de l'espèce *Plagnolia vandeli* qui tout d'abord retiendra notre attention.

I. — *LES HABITATS DE L'ESPÈCE* PLAGNOLIA VANDELI

Cette espèce peuple, comme je l'ai déjà montré, les aquifères perméables en petit au niveau des nappes et des sous-écoulements de rivières. En domaine karstique, sa présence est signalée dans quatre grottes dont la situation est reportée sur la figure 44 qui correspond à la partie des Pyrénées centrales où cette espèce a pu être mise en évidence, du Saint-Gironnais à l'Est, jusqu'au Massif de Palounère à l'Ouest. La première de ces cavités est le gouffre du Plagnol de la Plagne, situé dans la partie nord du Massif de Sourroque d'où provient le type de *Plagnolia vandeli*.

1. *Le gouffre du Plagnol de la Plagne*

A. *Topographie*

Commune et canton de Saint-Girons (Ariège) ; 502,25 × 72,9 ; alt. 820 m.

Cette cavité, située dans les calcaires de l'Aptien supérieur, à proximité du contact des marnes noires de l'Albien, débute par un aven de 16 m de profondeur. Un plan incliné de 6 m de dénivelé mène à un relais permettant d'accéder à une verticale de 10 m ; celle-ci constitue un puits de 1,50 m de diamètre qui domine une salle inclinée Est-Ouest dont le haut est encombré par de gros blocs d'éboulis et dont la partie basse descend régulièrement après un premier ressaut de 2 m.

Sur environ 85 m il est possible de progresser dans une fissure de 7 à 10 m de hauteur qui se rétrécit jusqu'à ne plus avoir qu'une largeur de 0,60 à 0,70 m et qui est parcourue par un ruisseau. A une vingtaine de mètres du puits une seconde salle, à gauche du couloir, renferme un gour alimenté en partie par l'eau qui tombe en pluie depuis la voûte. Le cours du ruisseau présente une succession de cuvettes étagées, creusées dans la roche et tapissées, dans les zones calmes, de limon riche en matière organique provenant de l'humus superficiel ; le remplissage (sable et graviers) n'excède pas quatre à cinq centimètres.

B. *Faunistique*

Cette grotte, visitée à de multiples reprises depuis sa première exploration, abrite une faune aquatique composée, outre *Plagnolia vandeli*, de l'Oligochète *Pelodrilus leruthi* Hrabé et de Crustacés :

— les Cyclopides sont représentés par des formes épigées uniquement,

— les Harpacticides comptent quatre espèces dont une seule hypogée, *Nitocrella subterranea*.

— *Stenasellus virei hussoni* et *Niphargus gineti* sont peu abondants.

Source : MNHN, Paris

C. *Caractéristiques physico-chimiques des eaux*

a) *Alimentation en eau de la grotte*

Deux arrivées d'eau alimentent le ruisseau souterrain ; la plus importante se situe à la base du premier ressaut, la seconde dans la salle latérale. Cette dernière est inexistante en période d'étiage.

De façon à pouvoir mettre en évidence la provenance des Triclades j'ai placé une cuvette sous l'arrivée d'eau de la salle latérale ; aucun animal n'y est observé et pourtant, quelques individus peuvent être récoltés au niveau du filet d'eau qui s'écoule vers le ruisseau. L'apport des *Plagnolia* serait lié essentiellement à l'écoulement du ruisseau, écoulement pérenne dont le débit peut devenir infime lors de l'étiage estival. Cette hypothèse est renforcée par quelques observations *in situ* : lors de périodes de basses eaux, j'ai prélevé tous les Triclades rencontrés dans la grotte ; après d'abondantes précipitations atmosphériques les Triclades se récoltent à nouveau tout au long du cours d'eau qu'ils occupent dès les premiers mètres.

J'ai signalé que, selon Mestrov, cette eau proviendrait directement de l'écoulement d'une nappe superficielle correspondant au milieu qu'il a défini. Si cela était, nous aurions au niveau du Plagnol un peuplement riche en *Fonticola*, ce qui n'est pas le cas puisqu'aucun individu n'a été récolté dans cette cavité. C'est donc selon toute vraisemblance que, en dehors des périodes de fortes précipitations atmosphériques où l'eau de ruissellement s'engouffre directement dans le puits, la grotte est alimentée par une nappe qui se développe dans la partie supérieure des formations détritiques de l'Albien, atteignant le réseau de fentes contigu, et qui diffère de la circulation superficielle dont elle doit être séparée par une couche imperméable.

b) *Température*

La température du ruisseau présente en cours d'année des variations dont l'amplitude, d'après quelques données fragmentaires, n'atteint pas 2,5°C. Son maximum est de l'ordre de 9,6°C (le 31.08. 1965) son minimum de 7,2°C (le 16.11.1970) (toutefois la neige pénétrant dans le gouffre à certaines périodes hivernales, il est probable qu'elle entraîne un refroidissement plus important, mais alors la grotte est difficilement pénétrable).

Les différences de température enregistrées aux divers niveaux du ruisseau sont faibles, de un à deux dixième de degrés en moyenne ; les relevés thermiques effectués le 23.09.1966 indiquaient 8,65°C en amont du cours d'eau et 8,55°C en aval (température de l'air = 8,70°C) et le 16.11.1970, 7,4°C au niveau du gour latéral, 7,2°C en aval (température de l'air = 7,6°C).

c) *Analyses physico-chimiques*

Une analyse de l'eau a été effectuée en période d'étiage (le 28.08.1970) et après une récente alimentation en eau de la grotte ; les résultats sont reportés dans le tableau 21.

TABLEAU 21. — *Caractéristiques physico-chimiques de l'eau du gouffre du Plagnol :* P_1 (gour latéral), P_2 (partie profonde).

Dates		TAC	TH total	TH Ca^{++}	TH Mg^{++}	SO_4^{--}	SiO_3^{--}	O_2 ppm	pH	ρ à 20°C	t°C
28.08.70	P_1	14,5	16,5	16	0,5	24	4		7,35	3252	8,3
28.08.70	P_2	14,5	16	15	1	27	2,8		7,5	3346	8,2
16.11.70	P_1	10	13	12	1	40	2,2	10	8	4018	7,4
16.11.70	P_2	14	16,5	16	0,5	38	2,4	8	8,05	3130	7,2

Source : MNHN, Paris

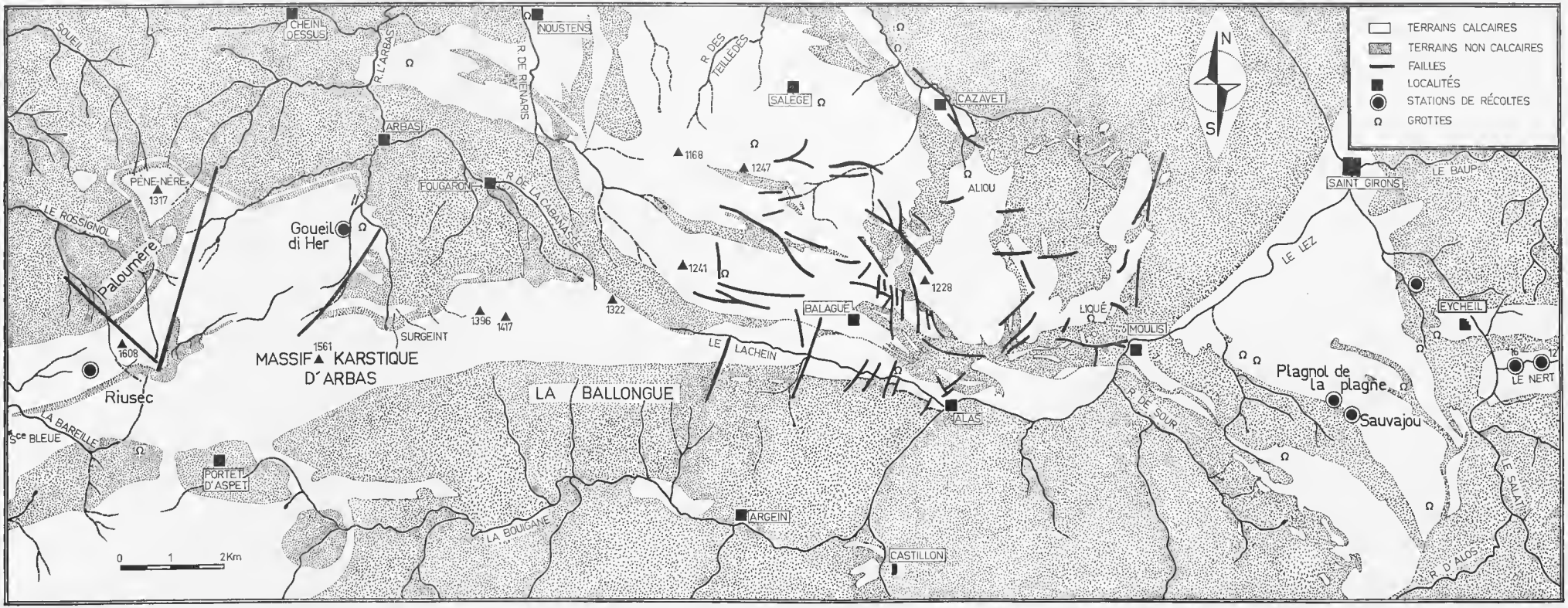


FIG. 44. — Situation des différents habitats de l'espèce *Plagnolia vandeli* ; distribution dans les Pyrénées centrales.

Source : MNHN, Paris

En période d'étiage le gour latéral n'est plus alimenté ; l'eau stagne, ce qui explique sa plus forte minéralisation, comparable à celle des eaux de l'écoulement principal ; le phénomène inverse a lieu lors des précipitations. En revanche le ruisseau conserve sensiblement ses caractéristiques.

D. *Récoltes de Plagnolia*

A partir de l'année 1962, en moyenne deux fois par an, j'ai effectué des prélèvements de Tricladés dans cette grotte [1]. Pour une récolte maximale des individus, la chasse à vue est une technique suffisante dans ce cas étant donné la constitution du biotope où aucun remplissage important n'existe.

Trois points se sont avérés particulièrement intéressants en période de moyennes eaux car les Planaires semblent s'y concentrer ; le gour de la salle de gauche est essentiellement peuplé par les Crustacés, les *Plagnolia* y sont peu nombreuses ; au niveau d'un premier bassin elles s'observent dans les anfractuosités de la paroi rocheuse ; enfin une cuvette de 0,80 m de large située au pied d'un ressaut de 2 m où le ruisseau forme une cascade est la partie de la grotte la plus riche en Planaires. Il est cependant possible de récolter quelques individus isolés dans le cours du ruisseau, sous les pierres, en dehors de ces trois stations.

Recensement des récoltes de Triclades

Les résultats numériques des divers prélèvements sont reportés dans le tableau 22.

TABLEAU 22. — *Recensement des* Plagnolia vandeli *récoltées par chasse à vue dans le gouffre du Plagnol de la Plagne.*

Dates des récoltes	Température en °C (P_3)	N. individus sexués	N. individus immatures	N. régénérats	Cas tératologiques	Total
19.06.1962			48	7		55
23.11.1962			6	2		8
1.06.1963			34	15	5	54
1.11.1963	8,4		43	18		61
1.03.1964		4	28	15		47
31.08.1965	9,6	4	20	12		36
25.02.1966	7,8	8	38			46
28.06.1967			32	4		36
24.10.1967	8,6		3	2		5
16.01.1968	7,8	4	20	3		27
4.07.1968		5	38	7	1	51
24.07.1970	8,3	7	33	19		59
28.08.1970	8,2	4	2	1		7
16.11.1970	7,2	16	14	7		37
Total		52	359	112	6	529
%		9,8	67,9	21,2	1,1	

Il est tenu compte, pour chaque récolte, du nombre d'individus sexués et de régénérats recueillis. Les cas anormaux consistent en général en des fragments ayant régénéré une seconde partie caudale ou encore présentant deux têtes (ce qui n'a été observé qu'une seule fois).

1. Toutefois il convient de signaler qu'à la suite d'un ébranlement de l'éboulis dominant le puits d'accès il fut impossible pendant deux années consécutives (juillet 1968 à juillet 1970) d'accéder au ruisseau. Cet éboulis a dû être supprimé par dynamitage.

Source : MNHN, Paris

— *Fréquence des individus sexués*

Il apparaît immédiatement à l'observation de ce tableau que le nombre de *Plagnolia* sexuées capturées dans la grotte est très faible, nettement inférieur à celui des individus s'étant sectionnés. En effet les régénérats atteignent 21,2 % du total des individus récoltés, alors que les sexués ne constituent que 9,8 % du lot. Il est à noter que les premiers individus parfaitement sexués, ainsi que les copulations, ont été obtenus en élevage et ont alors permis la diagnose du genre, et de l'espèce ; la petite taille du pénis jointe à l'apparence juvénile de l'appareil copulateur avaient laissé supposer tout d'abord qu'il pouvait s'agir de stades présentant une maturité imparfaite.

La grande majorité des formes (67,9 %) consiste en individus ne possédant pas la moindre différenciation sexuelle et dont la taille moyenne est de 7,8 × 2 mm. Certains des plus grands individus qui mesurent alors 11,7 × 3,2 mm ont été fixés et coupés ; ils ont montré, sur lame, un net développement des testicules et une spermatogenèse avancée, mais une absence totale d'ovaires et d'appareil copulateur.

— *Fréquence des régénérats*

Les individus en régénération sont indifféremment des régénérats de fragments antérieurs ou postérieurs ; ainsi par exemple, lors de la récolte du 31.08.1965 était notée la présence de dix fragments reconstituant une partie postérieure. Chez trois d'entre eux seulement la scission était prépharyngienne ; pour les sept autres elle s'était produite en arrière du pharynx. Ceci vérifie *in situ* les observations d'élevage : il n'y a pas de règle générale lors de l'apparition de la scissiparité bien qu'il semble que le plan de scission soit dans un grand nombre de cas postérieur à la région pharyngienne. Il arrive également que la scission se produise chez les individus sexués ; certains régénérats portent encore trace d'un appareil copulateur.

E. *Discussion*

La récolte du 16.11.1970 présente l'intérêt de se situer après une longue époque de sécheresse, au début de la période d'écoulement rapide des circulations souterraines. Les individus récoltés proviennent directement de ce que je suppose constituer le biotope primitif et ne sont pas des individus qui ont préalablement séjourné dans le ruisseau qui ne serait alors qu'un habitat secondaire et même de simple transit. Ceci se traduit par un pourcentage plus élevé d'individus sexués comparé à celui obtenu lors des récoltes en basses ou moyennes eaux (tableau 22).

Le fait que les sexués soient très peu représentés en général permet de supposer que nous sommes en présence de conditions de maintien précaire pour les Triclades.

On retrouve une parfaite analogie de situation au niveau des Oligochètes qui représentent les proies les plus facilement accessibles aux Planaires. Delay (1970) a étudié la population de *Pelodrilus leruthi* en place dans cette cavité et établi que cette population présentait un excès de formes jeunes ; il n'existe pas un échantillonnage complet d'individus mais une répartition bimodale lorsque l'on observe l'histogramme donnant le pourcentage d'individus présentant un nombre déterminé de segments. Cet auteur explique ce type de répartition par le fait qu'il y a entraînement des *Pelodrilus* par l'eau et entraînement préférentiel des animaux de certaines classes, ainsi que le propose Mestrov.

En conclusion, le gouffre du Plagnol de la Plagne constitue un lieu de capture, relativement facile d'accès, de l'espèce hypogée *Plagnolia vandeli*. De l'étude des différentes récoltes que j'y ai effectuées il résulte qu'il n'y a pas à ce niveau de populations en place ; mais il est impossible de définir le lieu d'origine des formes hypogées qui s'y rencontrent. Une interprétation plausible permet d'admettre que les hôtes de cette station se localiseraient dans le système de fentes réalisé dans cette partie supérieure du massif, au contact des formations détritiques de l'Albien. La grotte, dans ce cas particulier, est une des voies empruntées par quelques groupes zoologiques (*Pelodrilus*, *Stenasellus*) se déplaçant (de façon active ou passive ?) à l'intérieur du massif karstique.

Il est intéressant de noter que seule l'espèce *P. vandeli* a été récoltée dans la cavité ; *P. vitta* s'observe dans les écoulements de surface et un Dendrocoelidae a été obtenu également dans une arrivée

Source : MNHN, Paris

d'eau superficielle située quelques mètres au-dessus de l'ouverture du gouffre. L'unique exemplaire en ma possession (leg. C. Bou) présente un appareil copulateur de type classique, à pénis et organe musculo-glandulaire bien développés, que l'on peut rapprocher de celui de *D. lescherae* par exemple. Il montre en outre de nombreuses communications génito-intestinales ; mais la grande particularité de cet individu réside dans la présence de six yeux réduits apparaissant comme trois taches oculaires de chaque côté de la tête peu différenciée.

2. *Le gouffre du Sauvajou*

Commune d'Eycheil, canton de Saint-Girons (Ariège) : 502,68 × 72,2 ; alt. 810 m.

A. *Topographie et faunistique*

Constitué par une succession de puits et de galeries atteignant la profondeur de — 230 m, ce gouffre [1] s'ouvre au voisinage de celui du Plagnol de la Plagne, au contact des calcaires aptiens et des marnes de l'Aptien supérieur — Albien du Massif de Sourroque. L'exutoire du système se situe au niveau de la rivière le Lez, à la Fontaine de Ribens (Aubert).

Bon (1971) distingue deux parties dont il met en évidence les caractéristiques, d'une part la perte qui se développe de façon le plus souvent verticale depuis la surface jusqu'à la côte — 210 m, et le collecteur occupé par un ruisseau permanent limité en amont et en aval par des voûtes mouillantes ; le ruisseau s'enfonce dans les alluvions précédant une vaste salle, pour réapparaître le long d'une galerie de 200 m, avant de se perdre à nouveau.

La perte proprement dite renferme une faune épigée, à l'exception de *Niphargus gineti* très localisé, qui ne se retrouve pas dans la partie profonde de la grotte. Le collecteur, en revanche, abrite une faune hypogée voisine de celle du Plagnol (*Stenasellus virei hussoni, Pelodrilus leruthi, Ceuthonectes gallicus* Chappuis) ; Bou a pu y récolter plusieurs individus sexués appartenant à l'espèce *P. vandeli*.

B. *Interprétation du biotope, discussion*

D'après les données qui m'ont été fournies, il semble que les Triclades puissent trouver au niveau du collecteur un biotope convenant parfaitement à l'établissement d'une population. En effet, ce collecteur se situe, dans le Massif de Sourroque, à la base de la région où prédomine l'infiltration des eaux météoriques, au niveau où leur écoulement devient subhorizontal. Nous sommes alors en présence d'un drain alimenté en partie par la perte où s'engouffrent les eaux du petit ruisseau de Bouychat. Les remplissages de limons sont très faibles tout au long de la perte. Les épaisseurs d'alluvions seraient de l'ordre de 3 à 4 m dans la salle du collecteur ; c'est au niveau de ces remplissages alluvionnaires, parcourus par le ruisseau souterrain, que se constitue un peuplement de type interstitiel.

D'un simple point de vue topographique, la première partie du gouffre du Sauvajou rappelle les conditions que l'on observe au Plagnol ; c'est une cavité le long de laquelle s'effectue une infiltration rapide des eaux issues de la surface. En revanche, le collecteur, situé plus profondément dans le karst, doit se rapprocher de ce qui est envisagé comme dernier exemple d'habitat de Triclades en domaine karstique ; il s'agit de la grotte du Goueil-di-Her qui correspond à un drain pénétrable du réseau Trombe.

3. *Les grottes de Riusec*

Ces grottes se situent dans la zone supérieure d'un massif du Haut-Comminges (Trombe, 1943) ; elles consistent en deux cavités voisines qui s'ouvrent aux altitudes de 1335 et 1350 m. Commune de Bazecqueillé, canton d'Aspet (Haute-Garonne) : 477,4 × 74,1 et 477,5 × 74,2.

1. Je dois à Monsieur Claude Bou les renseignements concernant cette cavité ainsi que le matériel collecté, n'ayant pas visité moi-même ce gouffre, en raison des difficultés de l'exploration.

Source : MNHN, Paris

La grotte supérieure très vaste comprend de nombreuses galeries et deux salles de grande dimension. La salle « Trombe » dont la voûte atteint une centaine de mètres, au contact de l'Albien, est parcourue en partie par un ruisseau qui se perd rapidement. Un second écoulement se situe dans la salle « de la Pluie » (puits de 10 à 12 m de diamètre) au sommet de laquelle l'eau arrive et forme une cascade. La température de la grotte est basse, de l'ordre de 6 à 7°C ; celle de l'eau (10.06.1970) atteint 5°C. 17 individus asexués de *P. vandeli* [1] (leg. F. Lescher-Moutoué et B. Delay) ont été récoltés en ces deux points de la cavité.

La grotte inférieure, moins imposante, présente de inultiples galeries distribuées à la base d'un premier puits de 10 m. Quinze *Plagnolia* asexuées dont deux régénérats y ont été capturés.

Ces grottes, qui se développent dans la zone supérieure du massif karstique, sont alimentées en eau par infiltration directe à travers les calcaires et par l'écoulement de l'aquifère réalisé au niveau de l'Albien. Comme dans le cas du Plagnol, c'est à ce niveau et dans le réseau de fentes du système que pourrait se trouver le peuplement initial d'où proviennent les individus associés à *Pelodrilus leruthi* et capturés à Riusec.

4. La grotte du Goueil-di-Her

Ce dernier exemple d'un habitat de *Plagnolia vandeli* au niveau d'un karst est fourni par l'étude du peuplement de cette grotte située dans le massif d'Arbas. J'ai effectué, en collaboration avec F. Lescher-Moutoué [2] des recherches écologiques portant sur l'un des systèmes karstiques de ce massif. Ce travail a fait l'objet d'une note et d'une publication extensive [3] auxquelles je prie le lecteur de se reporter ; il y trouvera une analyse qualitative et quantitative du peuplement d'un drain situé au niveau de la zone de circulation permanente d'un karst, soumis à de brutales mises en charge.

Seuls les points essentiels pour la compréhension de l'étude concernant les Paludicoles seront repris ici.

A. *Topographie*

Commune d'Arbas, canton d'Aspet (Haute-Garonne) ; Aspet : 482,6 × 76,7 ; alt. 495 m.

Cette cavité, située dans les formations carbonatées du Jurassique-Crétacé, constitue l'un des drains pénétrables du système karstique connu sous le nom de réseau Trombe ou réseau de la Coume Ouarnède. La galerie d'accès est une galerie de trop-plein, séparée du ruisseau pérenne par une voûte mouillante [4]. De ce fait, trois parties sont distinguées dans cette étude : la galerie de trop-plein, la voûte mouillante où l'écoulement s'effectue en conduite forcée, et le ruisseau à écoulement libre. Ce dernier n'est pas accessible en temps normal ; je n'ai pu y effectuer des prélèvements que dans les premiers 250 m, un bief profond rendant difficile ensuite toute progression (passage Dufour).

B. *Faunistique*

La faune mise en évidence compose une biocénose comparable à celle signalée pour le gouffre du Plagnol de la Plagne, mais nettement plus riche ; les Crustacés y sont plus diversifiés et 29 espèces au total ont pu être recensées en dehors des Triclades (et des Hydracariens qui demeurent indéterminés).

Le Gastéropode *Moitessieria simoniana* Saint-Simon et l'Oligochète *Pelodrilus leruthi* se montrent très abondants ; ont été également capturés :

1. Une connaissance approfondie de cette espèce m'autorise à lui attribuer ces individus asexués, après étude morphologique *in vivo*.

2. Mademoiselle Françoise Lescher-Moutoué (Attaché de recherche, Laboratoire souterrain du C.N.R.S.) voudra trouver ici mes remerciements.

3. Lescher-Moutoué et Gourbault, 1970 *a* et *b*.

4. En accord avec la terminologie utilisée par A. Mangin, je dénomme ainsi une voûte de galerie plongeant dans l'eau et formant siphon, au sens spéléologique du terme.

Source : MNHN, Paris

— deux espèces d'Ostracodes,
— cinq genres et neuf espèces de Cyelopides dont trois hypogées,
— sept genres et dix espèces d'Harpacticides dont quatre hypogées.

— Ainsi que :

— *Bathynella* sp.,
— *Niphargus* sp. et *Niphargus* du groupe *longicaudatus*,
— *Proasellus racovitzai* Henry et Magniez,
— *Stenasellus virei hussoni*,

et des larves aquatiques de Plécoptères : *Leuctra despaxi* Mosely.

C. *Circulation de l'eau dans la grotte*

L'eau du ruisseau souterrain trouve en partie son origine dans le cours d'eau de la Coume Ouarnède qui se perd sur le Massif d'Arbas, à l'altitude d'environ 1350 m. En période d'étiage, seule époque pendant laquelle cette partie de la grotte est accessible, le débit du ruisseau est de l'ordre de 15 à 20 l/s, pour un tirant d'eau d'environ 10 cm. Lors de violents orages, ou au moment de la fonte des neiges, on observe de brutales mises en charge à la suite desquelles l'eau peut atteindre une vingtaine de mètres de hauteur dans la galerie.

Une dérivation du ruisseau atteint la voûte mouillante. A cet endroit s'est constituée une réserve ; en moyennes eaux, cette réserve se vidange à la fois par un déversoir latéral et par infiltration dans sa partie inférieure. Lorsque le ruisseau est en crue, l'eau envahit la galerie d'accès et peut même parfois jaillir par le porche d'entrée ; lors de la décrue, subsistent de nombreuses flaques résiduelles tout au long de la galerie d'accès. Une étude suivie, portant sur une année, a permis, d'une part d'estimer la fréquence des phénomènes de crue, et d'autre part, d'évaluer les variations de l'extension des mises en charge de la galerie d'accès.

L'exutoire de ce système karstique apparaît complexe. Il comprend un certain nombre de sources étagées le long du cours du ruisseau souterrain de l'Escalette : trois d'entre elles, désignées sous le nom vernaculaire « d'Yeux », s'étalent sur 10 m au niveau d'un joint de stratification, à 250 m en aval de la grotte ; plusieurs autres coulent à l'altitude de 435 m au lieu dit « Bernatas ». Il convient d'y joindre l'entrée de la grotte du Goueil-di-Her, qui fonctionne temporairement comme trop-plein. Cette dernière exceptée, les résurgences possèdent une double alimentation qui a pu être mise en évidence au moyen de colorations ; une partie de leur eau provient du ruisseau du Goueil-di-Her et l'autre de pertes situées en amont de Bernatas (figure 38).

Le ruisseau souterrain ne draine pour sa part qu'une partie des eaux du système karstique, ce qui laisse supposer l'existence de conduits de drainage inférieurs au niveau de la galerie accessible. Les phénomènes d'infiltration, permanents sous la voûte mouillante et périodiques lors des crues en différents points le long de la galerie d'entrée, appuient cette supposition.

D. *Caractéristiques physico-chimiques des eaux*

a) *Relevés thermiques*

De réguliers relevés de température portant sur une année (juillet 1969 à août 1970) ont été effectués au niveau de la voûte mouillante. Lorsque, par suite de mise en charge de la grotte, celle-ci demeure inaccessible, les mesures sont prises aux résurgences supérieures (trop-plein et « Yeux »). Les températures absolues extrêmes de l'ordre de 7,2°C (minimum du 15.04.1970) et 8,6°C (maximum du 18.03.1970) sont relativement basses, ce qui s'explique par le fait qu'une partie du bassin versant du système s'étend à une altitude supérieure à celle de la cavité. Il apparaît à l'observation des résultats (figure 45) que les températures sont influencées par les variations atmosphériques saisonnières ; les températures moyennes inférieures correspondent aux crues d'hiver et de printemps, chacune entraînant de brutales chutes thermiques. L'amplitude annuelle qui est de 1,4°C pour la voûte mouillante-

Source : MNHN, Paris

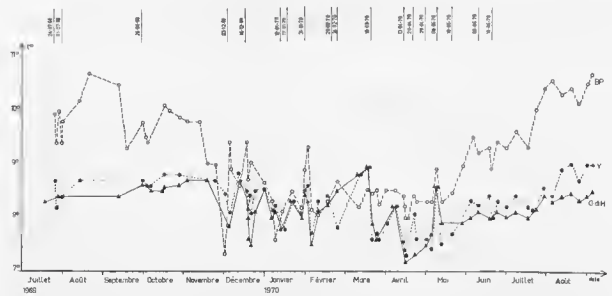


FIG. 45. — Valeurs instantanées relevées pour les températures de l'eau dans la grotte du Goueil-di-Her et aux résurgences : « Yeux » (Y) et Bernatas (BP) source en prairie ; les crues successives sont indiquées en trait daté.

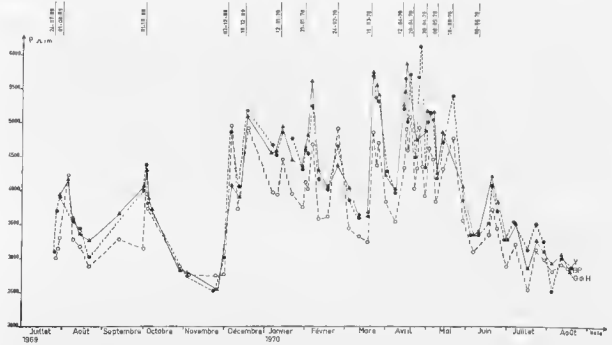


FIG. 46. — Valeurs calculées de la résistivité ρ_i exprimée en Ω-cm, de l'eau de la grotte du Goueil-di-Her et des résurgences : « Yeux » (Y) et Bernatas (BP) source en prairie ; les crues sont indiquées en trait daté.

Source : MNHN, Paris

et de 2,7°C pour les résurgences des « Yeux », atteint rappelons-le 3,4°C au niveau des sources de Bernatas.

b) *Analyses physico-chimiques*

Les valeurs absolues de la résistivité présentent une amplitude annuelle de l'ordre de 3 344 Ω-cm pour l'eau de la grotte (minimum = 2 548 Ω-cm le 1.12.1969, maximum = 5 892 Ω-cm le 15.04-1970) et de 3 576 Ω-cm pour les résurgences supérieurs. Au moment des crues, la résistivité augmente de façon sensible en raison de l'arrivée d'eaux d'origine exogène. L'amplitude est moindre qu'au niveau de la source de Bernatas et que pour les eaux de l'Escalette en G_1 (cf. chapitre I) qui donnent une réponse immédiate lors des précipitations atmosphériques ; l'on enregistre, pour les eaux souterraines, un temps de latence imputable, semble-t-il, aux eaux d'emmagasinement présentes dans ce système (figure 46).

Différentes mesures concernant les principales caractéristiques de l'eau de la grotte et des résurgences supérieures sont reportées sur le tableau 23.

TABLEAU 23. — *Caractéristiques physico-chimiques de l'eau du Gouëil-di-Her.*

Dates	T A C		O_2 ppm		pH		ρ à 20°C		t°C	
Stations	G	Y	G	Y	G	Y	G	Y	G	Y
28.07.69	15,2	15,1			8,2	8,3	4381	3703	8,4	8,2
**12.09.69	15,1				8,1		3670		10,5	
*01.10.69	15	15			8,4	8,5	3900	4000	9	8,7
*02.10.69	14,8	14,5			8,4	8,4	4300	4380	8,6	8,6
11.12.69	14,5	14			7,8	7,8	3900	4056	8,7	8,8
05.02.70	10	11	10	12			5642	5256	7,5	7,7
03.03.70	13,5	14		9			4053	3877	8,8	8,8
*07.04.70	14	14,5		12			4014	3985	8,2	8,2
08.05.70	12,5	13,5	11	12			4287	4190	8,6	8,6
30.06.70	13	13		11	7,9	8	3294	3294	8	8,2

	TH total		TH Ca^{++}		TH Mg^{++}		SO_4^{--} mg/l		SiO_2 mg/l	
30.06.70	G	Y	G	Y	G	Y	G	Y	G	Y
	15	16	13	13	3	3	40	30	3	2,8

* Période de crue, ** étiage ; G = Grotte ; Y = résurgence « Yeux ».

E. *Caractéristiques des biotopes interstitiels réalisés dans la grotte*

Le ruisseau coule sur un lit de galets d'origine actuelle de 3 à 5 cm de diamètre et forme parfois des plages atteignant près de 0,40 m de profondeur. La voûte mouillante fonctionne comme bassin de décantation et renferme d'importants dépôts argilo-limoneux.

L'étude granulométrique des échantillons prélevés en ces deux parties de la grotte laisse apparaître l'existence d'une porosité irrégulière mais forte, en relation avec le mélange d'éléments fins et grossiers de sédiments, traduisant l'alternance des circulations dans les galeries (tableau 24).

Source : MNHN, Paris

Tableau 24. — *Pourcentage en poids des divers éléments :*
1) prélèvement dans les graviers grossiers pris dans l'axe du ruisseau ; 2) prélèvement superficiel de graviers de plage ; 3) argile résiduelle prélevée au point le plus bas de la voûte mouillante ; 4) graviers prélevés dans la partie basse de la voûte mouillante.

Diamètre des grains en mm	Échantillons			
	1	2	3	4
30,0	8,1			0,8
25,0	17,7	1,2		2,0
20,0	21,6	2,8		9,3
16,0	24,1	8,6		10,9
12,0	9,9	7,3		8,9
10,0	5,9	7,8		6,2
7,6	3,9	9,6		6,4
6,3	2,8	9,5		4,8
5,0	1,8	8,3		5,3
4,0	1,1	6,0		4,1
3,2	0,7	5,1		3,4
2,5	0,4	3,7		2,7
2,0	0,5	5,4		3,0
1,2	0,6	8,1		12,2
0,56		6,6		8,5
0,245		5,3		4,8
0,155		1,7		1,0
0,07		1,3		0,7
0,068	0,9	0,3		0,3
0,001		1,3	88,5	4,1
F	0,06	0,2	11,5	0,5

C'est au niveau de ces remplissages alluvionnaires que sont établies les populations menant un mode de vie interstitiel. De ce fait, il était intéressant de connaître la valeur granulométrique[1] des stations où sont essentiellement localisés les Triclades.

F. *Étude du peuplement par les Triclades*

Les Triclades ont été recherchés dans la grotte au niveau des trois parties précédemment délimitées, à la fois dans le milieu interstitiel et les eaux libres de l'écoulement permanent et de la voûte mouillante, ainsi que dans les laisses résiduelles de la galerie d'entrée.

a) *Peuplement des* Plagnolia *au niveau du ruisseau souterrain*

L'accès à ce ruisseau a été rendu possible par suite de la construction d'un barrage en amont de la voûte mouillante permettant de détourner toutes les eaux dans un puits adjacent. Toutefois je n'ai pu y effectuer des prélèvements que lors de quatre périodes s'étendant sur trois années (les 31.08.1967 et 01.09.1967 ; du 23.07.1968 au 28.07.1968 ; du 15.07.1969 au 24.07.1969 et du 15.10.1969 au 20.10.1969). Ces prélèvements sont espacés d'environ cinq mètres tout au long de la partie du cours d'eau explorée ; les stations de récoltes sont reportées sur la figure 47 et numérotées en chiffres arabes, de 1 à 40.

1. Monsieur Philippe Renault, Chargé de recherche au C.N.R.S., m'a communiqué les résultats des analyses granulométriques qu'il a effectuées lui-même. Je l'en remercie vivement, ainsi que des judicieux conseils qu'il m'a toujours prodigués.

Source : MNHN, Paris

FIG. 47. — Grotte du Gouffre-di-Hier ; localisation des stations des divers prélèvements effectués le long de la partie du ruisseau comprise entre le barrage et le passage Dufour (topographie de MM. Alain Mangin et Bernard Delay).

1. *Détail des récoltes*

• *Récoltes du 1er septembre 1967*

La chasse à vue sous les pierres du ruisseau a fourni huit *P. vandeli*. Deux d'entre elles, de grande taille (16 × 4 mm), ont été fixées et coupées pour identification ; elles étaient parfaitement sexuées ; deux autres, de taille moyenne, portaient également trace d'appareil copulateur ; une cinquième présentait la cicatrisation récente d'une section postpharyngienne, en arrière de l'appareil copulateur encore net ; les trois autres semblaient immatures.

Un pompage, après pose d'appâts, du tube t_2 proche de la station 3, a permis de récolter deux *Plagnolia* dont une nettement sexuée.

Cette première prospection de la grotte au niveau du ruisseau souterrain m'a incitée à entreprendre une étude approfondie des différents biotopes réalisés dans cette cavité. En effet, il m'était donné de récolter pour la première fois des *Plagnolia*, en majorité sexuées, ce qui n'avait jamais été le cas lors des récoltes dans le gouffre du Plagnol de la Plagne.

• *Récoltes du 23 au 25 juillet 1968*

La chasse à vue dans la première partie du ruisseau procurait quatre Triclades le 23.07.1968. Par cette même technique je récoltais onze individus le 24.07.1968, en aval du passage Dufour, aux abords des stations 39 et 40.

Des balances appâtées disséminées dans les biefs calmes du ruisseau et dans les laisses du cours d'eau ont fourni un total de 109 individus aux stations 11, 15, 23 et 39.

Source : MNHN, Paris

Aucune Planaire n'a été récoltée directement par sondage Karaman-Chappuis. Toutefois, si des appâts sont introduits dans le fond des sondages déjà effectués, ceux-ci peuvent attirer quelques individus comme le font les balances. C'est ce qui s'est produit aux stations 3, 7, 12 et 18.

Les pompages après pose d'appâts ont également permis de recueillir un grand nombre de Triclades. Il est à noter que ceux-ci semblent alors localisés en des stations très précises du cours d'eau : st. 8, 35 et 40. Les pompages au niveau de ces mêmes stations, mais sans l'utilisation d'appât, n'ont cependant fourni aucune Planaire.

• *Récoltes du 15 au 24 juillet 1969*

La chasse à vue permettait de récolter, au niveau de la station 15, une *Plagnolia* sexuée le 15.07. 1969 et six, dont quatre immatures, le 19.07.1969.

Les balances appâtées placées au niveau des deux stations déjà reconnues comme les plus riches en Triclades (st. 15 et 40) donnaient un total de 43 individus.

Les sondages K. C. après avoir été appâtés ont permis de récolter un individu immature le 18.07. 1968 (st. 26) et deux, dont un sexué, le 19.07.1968 (st. 36).

Les pompages sans appâts ne fournissent toujours aucun Triclade ; en revanche il a été possible de récolter quelques individus, après pose d'appâts, aux stations 14 et 35.

Le tableau 25 rend compte du nombre d'individus récoltés aux différentes stations, soit au total 274 *P. vandeli* (exception faite des individus récoltés par chasse à vue).

TABLEAU 25.

Stations	Dates									Total
	01.09.1967	24.07.1968	25.07.1968	16.07.1969	17.07.1969	18.07.1969	19.07.1969	21.07.1969	24.07.1969	
t_2	2									2
st. 3			1							1
st. 7			2							2
st. 8		11								11
st. 11		33								33
st. 12			2							2
st. 14									2	2
st. 15		21	8	2	24			3		58
st. 18			1							1
st. 23		4								4
st. 26						1				1
st. 35			71		18	4	3			96
st. 36							2			2
st. 39			43							43
st. 40			2	11	3					16

• Lors de la période du 15 au 20 octobre 1969, une série de filtrages du cours d'eau souterrain n'a jamais autorisé la récolte des Triclades ; il n'en est donc pas tenu compte dans la récapitulation des résultats.

2. *Discussion des résultats*

Ainsi de multiples prélèvements [1] effectués le long des 250 m accessibles du ruisseau n'ont amenée à récolter un total de 304 *P. vandeli*. Le nombre d'individus obtenus varie selon la méthode de

1. 5 chasses à vue, 13 poses de balances, 19 sondages K. C., plus 4 appâtés sans filtrage préalable, 18 pompages directs et 34 pompages après introduction d'appâts dans les tubes.

Source : MNHN, Paris

récolte utilisée comme l'indique le tableau récapitulatif 26 où il est tenu compte du nombre d'animaux sexués, immatures et en régénération.

TABLEAU 26. — *Nombre de* Plagnolia *capturées en fonction de la méthode de récolte utilisée.*

Méthodes de récoltes	N. individus sexués	N. individus immatures	N. régénérats	Total
Chasse à vue	12	16	2	30
Balances	58	94	0	152
Sondages (+ appâts)	3	6	0	9
Pompages (+appâts)	47	61	5	113
Total	120	177	7	304

— *Nécessité de l'utilisation des appâts*

La chasse à vue qui permet de recueillir les animaux circulant en eau libre (10 % des récoltes) est la seule des méthodes non liée à l'utilisation d'un appât qui se soit montrée efficace. Toutes les autres méthodes, pour s'avérer rentables, ont nécessité l'adjonction de ce dernier.

— *Mise en évidence du biotope préférentiel*

La relation qui s'établit entre la méthode de récolte et le nombre d'individus recueillis permet de prendre conscience du biotope préférentiel de l'espèce. Aussi, s'il est vrai que *P. vandeli* se capture pratiquement il'un bout à l'autre du ruisseau, et à tous les niveaux, sa présence est cependant rare dans le domaine interstitiel marginal puisque seulement 3 % des formes ont été récoltées au moyen de sondages K. C. au niveau des plages émergées.

En revanche, le sous-écoulement au sens strict semble convenir parfaitement à l'établissement de cette espèce. En effet, 50 % du nombre total des individus proviennent de l'interstitiel proche de la surface et 37 % du même biotope, mais à une profondeur de 0,30 à 0,40 m.

De plus, j'ai pu noter que certaines stations se sont montrées particulièrement favorables à la présence d'une concentration d'individus. Ceci est très net au niveau des stations 15, 35 et 39.

La station 15 consiste en une laisse d'eau du ruisseau, située au pied d'une concrétion, très faiblement alimentée par un diverticule du cours d'eau (Planche 1, 3). J'ai recensé au total 58 individus vivant dans les premiers centimètres du remplissage, ainsi que 5 *Stenasellus*.

A la station 35, des pompages ont été effectués dans le sous-écoulement du ruisseau, à la profondeur de 0,40 m. Ce biotope s'est avéré d'une richesse exceptionnelle ; j'y obtenais 96 *P. vandeli*, 92 *Stenasellus* et 44 *Niphargus*, soit respectivement 31,6 %, 29,8 % et 52,4 % du total des récoltes pour chaque groupe.

Enfin la station 39 fournissait 43 (+ 14 par chasse à vue) Planaires, 15 *Stenasellus* et 2 *Proasellus*. A ce niveau le ruisseau s'étale largement dans la galerie avant le bief profond du passage Dufour.

Il ne m'a toutefois pas été possible de mettre en évidence un quelconque facteur pouvant expliquer la localisation de la faune et sa forte densité en ces points.

— *Fréquence des individus sexués*

A partir du tablean 26, pour chacune des trois catégories envisagées, il est possible de traduire les données en pourcentage d'individus obtenus selon la méthode de récolte utilisée. Ces pourcentages sont voisins pour chaque cas (tablean 27), ce qui prouve qu'il n'exite pas de biotope préférentiel en relation avec l'âge des individus chez les *Plagnolia*, alors que ceci s'observe pour les *Stenasellus* dont les formes jeunes peuplent de préférence l'interstitiel à caractère relativement stable.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 27. — *Pourcentage du nombre de* Plagnolia *capturées en fonction de la méthode de récolte utilisée.*

Méthodes de récoltes	% individus sexués	% individus immatures	% régénérats
Chasse à vue	40	53,3	6,6
Balances	38,2	61,8	—
Sondages (+ appâts)	33,3	66,6	—
Pompages (+ appâts)	41,6	54	4,4
% total des individus	39,5	58,2	2,3

Pour la totalité des récoltes, au niveau du ruisseau souterrain, le nombre d'individus sexués atteint 39,5 %. Ce pourcentage, dans le cas de la perte du Plagnol de la Plagne est, rappelons-le, de 9,8 %. Il semble donc, bien qu'ici encore il ne m'ait pas été possible de mettre en évidence la présence de cocons, que le ruisseau souterrain du Goueil-di-Her, en raison du remplissage et des conditions écologiques qu'il offre, permette l'établissement et le maintien de populations normales de Triclades.

Ces populations cohabitent avec celles d'autres groupes de Crustacés de grande taille *Stenasellus*, *Proasellus* et *Niphargus*. Les *Niphargus* peuplent exclusivement l'interstitiel alors que les *Stenasellus* peuvent être parfois récoltés en eau libre où vit toujours *Proasellus*. Enfin *Pelodrilus leruthi* constitue dans le ruisseau souterrain un peuplement important ; cinq cents individus ont été décomptés (Delay, 1979, p. 631). Je les ai observés à tous les niveaux de la galerie jusqu'à deux mètres de hauteur dans les placages argileux (associés aux *Stenasellus*). Le 15.10.1969 étaient récoltés (coll. F. Lescher-Moutoué) deux cocons enfouis à 3 cm de profondeur dans des limons de crue déposés sur les parois à 4,20 m au-dessus du niveau d'étiage du ruisseau, ce qui permet d'admettre que les *Pelodrilus* sont parfaitement capables de se reproduire dans ce milieu.

b) *Habitat des Plagnolia au niveau de la voûte mouillante*

C'est à ce niveau que, pour la première fois en 1967, j'ai mis en évidence la présence de Triclades dans la grotte du Goueil-di-Her où ils n'avaient jamais été observés [1].

Un tube enfoncé à 0,80 m de profondeur et préalablement appâté fournissait trois *P. vandeli* immatures. Un quatrième individu de grande taille et sexué (permettant la détermination de l'espèce) a été récolté de la même façon par 0,40 m de profondeur le 11.08.1967.

Deux balances, plongées dans une flaque d'eau profonde située au point le plus bas, attiraient 81 (51 + 30) individus dont 21, de 10 à 12 mm de longueur, étaient sexués (le 19.07.1968).

Une balance immergée (le 14.04.1969) permettait la capture de deux *Plagnolia* de grande taille dont une nettement sexuée.

Lors d'assèchements artificiels effectués au niveau de la voûte mouillante j'ai prélevé, quelques heures après la disparition de l'eau, des échantillons de dépôt limoneux au point bas de la galerie. Aucune *Plagnolia* ne s'y trouvait, ni sur le limon argileux, ni dans les sédiments prélevés sur 0,10 m de profondeur. Un seul individu avait subsisté dans une flaque résiduelle. Peut-on en conclure que cette espèce suit l'infiltration de l'eau soutirée au niveau de ce remplissage ? Il est impossible d'étayer cette affirmation sur des faits précis. Cependant, il semble que, si les *Plagnolia* ne pénétraient pas à l'intérieur des sédiments, j'aurais dû en découvrir sur le substratum ou à l'intérieur de celui-ci, dans la position adoptée lors de la résistance à la dessication : il se forme alors, autour de l'animal qui s'immo-

1. MM. Raymond Rouch et Claude Bou me procurant aide et technique m'ont permis d'effectuer cette première récolte ; je les en remercie vivement.

Source : MNHN, Paris

bilise, non pas un kyste comme chez certaines *Phagocata*, mais une très fine pellicule muqueuse d'aspect vernissé. Celle-ci retarde la dessiccation sans toutefois l'empêcher lorsque la teneur en eau du biotope devient inférieure à 20 %. J'ai étudié expérimentalement la possibilité de survie des Triclades en milieu exondé. Ainsi que Ginet et Puglisi (1964) j'ai observé que les individus peuvent vivre dans des dépôts argilo-limoneux présentant une teneur en eau supérieure à 20 %. Après sept mois d'observations, la reprise en eau des substrats a entraîné la reprise d'activité immédiate des animaux. La mortalité est toujours liée à un assèchement supérieur à ce taux d'humidité de 20 % (qui s'avère également critique pour *Pelodrilus leruthi* comme l'ont montré Juberthie et Mestrov, 1965 *b*). Lors des expériences pratiquées sur des individus immatures d'une race sexuée de *P. vitta* et sur *D. chattoni* aucune scission ne s'est produite, contrairement à ce qui fut noté pour *A. notadena*. L'étude histologique d'un exemplaire de *D. chattoni* en position de survie (coloré au bleu alcian-hémalun-phloxine) laisse voir la couche muqueuse, bleue, enveloppant l'épiderme.

La présence de *Stenasellus* et de *P. leruthi* dans les sédiments exondés a toujours pu être démontrée. Les Copépodes épigés et *Proasellus*, qui mènent un mode de vie benthique, se rencontrent également dans les prélèvements superficiels de limons.

Il convient toutefois de signaler que l'assèchement de la nappe au niveau de la voûte mouillante du Goueil-di-Her est un phénomène extrêmement rare, qui ne peut se produire que lorsque l'alimentation en eau devient inférieure, on tout au plus égale, à l'infiltration ; ceci, à ma connaissance, s'est produit le 5.09.1943 (Nègre et Henrot, 1947) et le 23.07.1968 où il m'a été donné de l'observer.

Normalement, la réserve d'eau constituée au niveau de la voûte mouillante, tout en subissant des fluctuations de hauteur, demeure permanente. L'important remplissage sédimentaire qui y est constitué favorise l'implantation de populations par ailleurs établies dans le ruisseau. Les *Stenasellus* doivent trouver dans ce biotope des conditions favorables car ils y sont très abondants ; les formes jeunes mènent un mode de vie interstitiel, associées aux *Niphargus*, et les adultes se récoltent plus fréquemment en surface, ainsi que les *Proasellus*.

c) *Maintien des Triclades dans la grotte*

L'adaptation de certaines formes à la vie interstitielle va leur permettre de se maintenir au sein des sédiments et de ne pas être entraînées au moment des crues. C'est pourquoi les récoltes effectuées dans les laisses d'eau de la galerie d'accès n'ont jamais fourni ni *Plagnolia*, ni *Pelodrilus*, ni même *Niphargus* qui, au Goueil-di-Her, ne se rencontre pas en eau libre.

Il ne m'a pas été donné davantage de recueillir ces formes lors du filtrage du trop-plein au niveau du perche ou des éboulis de l'entrée.

Enfin, par filtrage de façon continue des trois principales résurgences du système ont été récoltées sept des espèces de Crustacés hypogés présentes dans la grotte, mais jamais de Triclades ni d'Oligochètes. Les Planaires capturées au niveau des exutoires, comme nous l'avons vu, sont représentées par l'espèce épigée *P. felina borellii* qui semble demeurer en front de source et n'a jamais été retrouvée dans la grotte.

5. *Comparaison des divers habitats de* Plagnolia vandeli *au niveau des karsts*

A partir des quatre exemples relatifs à mes prospections dans les Pyrénées, il est possible d'envisager les conditions nécessaires à l'établissement de *Plagnolia vandeli* dans un massif karstique. En aucun cas le milieu hypotelminorhéique, tel qu'il a été illustré par Mestrov (1962), ne peut être considéré comme le milieu d'origine de cette espèce. Toutefois, il est évident que l'apparition de *Plagnolia* dans certaines cavités ne s'explique que par sa migration ou son entraînement passif à partir d'un biotope initial différent du lieu de capture.

La figure 48 correspond à un essai de synthèse, en un même massif hypothétique, des diverses possibilités de localisation des *Plagnolia* en ses habitats tels qu'ils apparaissent à l'heure actuelle. Les quatre grottes se situent à des niveaux caractéristiques du massif : deux d'entre elles se trouvent dans la zone supérieure du karst, les deux autres recoupent les circulations horizontales des eaux.

Source : MNHN, Paris

A. *Habitats en zone supérieure, d'infiltration*

La grotte de Riusec présente sans conteste les caractéristiques de la zone d'infiltration. Les individus récoltés sont tous asexués mais il est impossible de dire si ce sont des formes jeunes ou des animaux soumis à de mauvaises conditions (jeûne). Leur existence y est précaire en raison même de la configuration du milieu.

Les « pertes » semblent toujours avoir causé des difficultés aux Biospéléologues lorsqu'il s'est agi de les classer au niveau d'un massif karstique. Il convient de différencier les pertes qui correspondent à des percées hydrogéologiques (pertes et résurgences du Volp, ou de Cabéou) de celles qui consistent en des points d'absorption à la surface d'un karst. Le gouffre du Plagnol de la Plague, de par sa constitution, est parfaitement conforme à ce second type. Il correspond bien en effet à un « réseau de montagne, où les eaux absorbées dans les entonnoirs gagnent l'émergence par une succession de cascades, suivies en général d'un bief plus ou moins long... Il s'agit en général de cours ne dépassant pas une certaine longueur, relativement proche des versants de vallées, ou alors d'affluents convergeant vers un drain majeur » (Renault, 1970, p. 88).

Le Plagnol est assimilable à cette définition et l'on suit que ses eaux rejoignent rapidement les galeries subhorizontales du gouffre du Sauvajou dont la partie supérieure rappelle, à plus vaste échelle toutefois, la première cavité. Les *Plagnolia* se récoltent dans cette grotte mais nous avons vu qu'il ne s'agissait là que d'un habitat secondaire ne permettant pas le développement d'une population. Les individus capturés sont représentés généralement par des formes immatures et des régénérats qui m'avaient tout d'abord incitée à penser (1967 *a*) que seule la reproduction asexuée assurait le maintien de l'espèce. A la suite de nombreuses visites et en raison de l'apparition périodique de quelques individus sexués j'ai été amenée à supposer, au contraire, que le maintien de l'espèce est la conséquence d'une arrivée régulière d'animaux lors de l'alimentation en eau de la cavité, en période d'écoulement abondant. Le problème de l'origine de ces animaux demeure entier. Comme dans le cas de la grotte de Riusec il est possible de noter cependant, au contact des lieux de capture, la présence d'un aquifère à perméabilité d'interstices réalisé dans la partie superficielle altérée des affleurements de terrains albiens. A ce niveau peuvent se former de petites nappes en rapport direct avec le réseau de fentes de la zone supérieure du massif qu'elles alimenteraient en partie, au moment de leur gonflement, lors des crues.

Quoi qu'il en soit, les stations localisées dans la zone supérieure des karsts semblent donc constituer un habitat précaire pour *Plagnolia* ; le nombre d'individus récoltés y est en général peu élevé et les sexués peu fréquents.

B. *Habitats en rivières souterraines*

En revanche, les rivières souterraines réalisent dans certains cas des milieux particulièrement favorables à l'implantation et au développement des Triclades. Les remplissages alluvionnaires reproduisent, à l'intérieur des karsts, les conditions offertes par les formations en terrains perméables en petit. Les *Plagnolia* trouvent dans les sédiments immergés un biotope stable qui rend possible l'établissement de véritables populations. Ceci s'observe pour le drain du gouffre du Sauvajou qui s'enfonce profondément à l'intérieur du massif, ainsi que pour la grotte du Gouel-di-Her qui illustre remarquablement ce type d'habitat. Les récoltes de 71 individus en un seul pompage effectué en un point du sous-écoulement, de 43 autres attirés par des appâts et provenant de l'interstitiel proche de la surface, mettent bien en évidence la richesse de ces circulations souterraines. Constamment renouvelé, sans présenter les profonds remaniements consécutifs aux forts courants qui peuvent animer les eaux libres, cet aquifère interstitiel abrite une biocénose diversifiée dont certains groupes assurent les besoins nutritifs des Triclades prédateurs essentiellement d'Oligochètes et de Crustacés (la nourriture est en effet un facteur limitant du milieu souterrain, Barr, 1968).

C'est tout particulièrement au niveau du sous-écoulement que se localisent les individus : les sondages effectués dans les plages émergées ainsi que les chasses à vue rendent imparfaitement compte de l'abondance de l'espèce. Mais les techniques de récolte utilisant les appâts donnent d'excellents

Source : MNHN, Paris

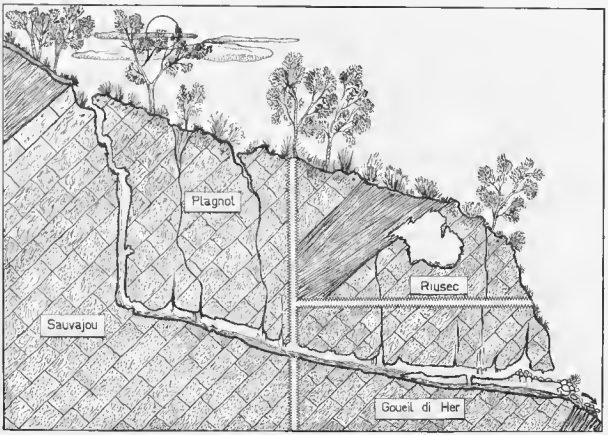


FIG. 48. — Schéma synthétique de la situation des différents habitats de *Plagnolia vandeli* au niveau d'un karst (les proportions ne sont pas respectées).

résultats et provoquent une importante concentration de la faune répartie au sein des sédiments. Ces méthodes ne peuvent s'appliquer pour les cavités situées dans la zone supérieure où les remplissages sont inexistants : les pertes comportent un étagement de cuvettes entaillées dans la roche et les grottes « sèches » présentent des gours calcifiés ou parfois tapissés d'argile. Les Planaires demeurent alors en surface ou bien encore se tiennent sous la face inférieure des graviers. Les peuplements de ces points se font et se défont en fonction de l'importance des infiltrations ; ils sont rarement abondants, alors que leur implantation au niveau des dépôts alluvionnaires des ruisseaux souterrains demeure stable. En effet, d'une part nous retrouvons toujours la biocénose en place lors de prélèvements successifs et d'autre part, les pêches dans les galeries de trop-plein et le filtrage des résurgences n'ont jamais permis d'observer la présence de *Plagnolia*. Une seule fois, et en un seul exemplaire, cette espèce a été récoltée dans un filtrage de l'eau provenant du massif de Moulis, voisin de celui de Sourroque où s'ouvrent les gouffres du Plagnol de la Plagne et du Sauvajou. Une balance appâtée, plongée dans le regard sur cette circulation que constitue un puits atteignant le ruisseau souterrain qui alimente la grotte-laboratoire, n'a fourni aucun Triclade.

En conclusion, l'espèce *Plagnolia vandeli* qui, comme nous l'avons déjà vu, peuple les terrains perméables en petit dans le milieu interstitiel réalisé au niveau du sous-écoulement et de la nappe alluviale des rivières de moyenne altitude, se rencontre dans les karsts, indifféremment depuis la zone supérieure jusqu'aux rivières souterraines. Cependant, c'est uniquement dans les remplissages réalisés dans les galeries parcourues par ces rivières souterraines qu'ont été mises en évidence de véritables populations.

Source : MNHN, Paris

II. — *AUTRES EXEMPLES D'HABITATS DE TRICLADES DANS LES KARSTS*

Dans le but de vérifier s'il était possible de généraliser les données écologiques fournies par l'étude des biotopes d'une seule espèce, j'ai noté, au cours de nombreuses prospections, les caractéristiques de quelques autres habitats karstiques.

1. *Les habitats de* Dendrocoelopsis (Amyadenium) chattoni

Cette espèce a été récoltée pour la première fois dans la grotte de l'Église par Bourgoin et Colas (les 15.12.1945 et 29.08.1948).

A. *La grotte de l'Église, à Bas-Nistos*

Commune de Nistos, canton de Saint-Laurent-de-Neste (Hautes-Pyrénées) ; Arreau : 448,7 × 560 ; alt. 545 m.

a) *Topographie et faunistique*

La cavité est située au pied d'une falaise de calcaires de l'Urgo-Aptien. A une quarantaine de mètres de l'entrée se situe une salle, haute de plafond, dont le sol incliné est en grande partie recouvert d'une épaisse couche d'argile sur laquelle se sont individualisées quelques laisses d'eau. Dans la partie basse est creusé un puits de 2 m de diamètre environ, qui débouche sur un coude du ruisseau souterrain auquel on peut accéder par une galerie basse et étroite s'ouvrant à l'autre extrémité de la salle.

Les Oligochètes (*Pelodrilus leruthi*, *Dendrobaena rubida* (Savigny), *Allolobophora caliginosa* (Savigny), *Eophila pyrenaica* Cognetti abondent dans la grande salle où ils sont la proie des Testacelles (Juberthie et Mestrov, 1965 *a*).

Les Harpacticides sont représentés par des espèces troglophiles, *Limocamptus echinatus* (Mrazeck) et *Paracamptus schmeili* (Mrazeck) ; *Stenasellus virei virei* se rencontre à la fois dans les laisses de la grande salle ainsi que dans celles formées par les crues du ruisseau où il cohabite avec *Niphargus longicaudatus robustus* (Chevreux).

b) *Interprétation de l'habitat*

Cette zone submersible de la cavité demeure encore mal connue n'ayant jamais pu être totalement explorée. L'on sait toutefois que, quelques cents mètres en amont de la falaise, une partie des eaux de la rivière Le Nistos se perd et traverse le massif pour réapparaître ensuite en prairie et rejoindre la rivière. Cette eau, d'origine épigée, circule dans le réseau actif auquel on peut accéder, soit par le puits de la grande salle d'où proviennent les premières récoltes de Planaires, soit directement par deux étroites galeries. L'une d'elles, dont le sol est recouvert d'une épaisse couche d'argile, présente une succession de laisses de crue. C'est à ce niveau que, sur un banc d'argile d'où l'eau venait manifestement de se retirer, j'ai récolté une quinzaine d'individus en position de résistance à l'assèchement, ainsi qu'un cocon déposé directement sur le substratum (le 24.08.1965) ; le ruisseau était alors à sec et toute la faune se rassemblait dans une même marmite d'eau profonde. Outre les *Amyadenium* était capturée une dizaine de *P. felina* de grande taille et à faible pigmentation [1] dont l'habitus se différencie peu de celui de cette même espèce peuplant le cours subaérien du Nistos. En moyennes eaux les Triclades se récoltent dans les laisses marginales et dans le cours d'eau qui, dans sa partie accessible, circule

1. Ont été recueillis dans l'un des exutoires du système des Cent Fons (Rouch, Juberthie et Juberthie, 1968) six exemplaires sexués de *P. felina borellii* également peu pigmentés mais qui présentent la remarquable particularité de ne plus posséder que quelques rares taches oculaires, réduites à 3, au lieu des yeux multiples marginaux du type du genre.

Source : MNHN, Paris

directement sur la roche et ne constitue que des dépôts très grossiers ; la chasse à vue y est rendue difficile en raison de la vitesse du courant. En période de hautes eaux, le ruisseau atteignant le haut du puits peut inonder la partie basse de la grande salle et les galeries qui y mènent.

Les eaux de percolation alimentent les gours de la partie élevée de la salle et les plaques argileuses de la paroi limitrophe de la partie basse.

Les récoltes de Triclades effectuées lors de mes différentes visites sont reportées sur le tableau 28 ; la présence d'*Amyadenium* semble constante.

Cette espèce ne paraît pas exister au niveau du sous-écoulement du cours d'eau subaérien du Nistos. En effet, plusieurs pompages ont fourni des *Stenasellus* et *Niphargus*, mais jamais de Planaires. Cependant cette espèce doit peupler le massif de façon extensive car elle se retrouve quelques kilomètres en amont.

B. *Galerie de captage de la vallée de l'Arize*

Arreau : 449,1 × 80,8 ; alt. 576 m.

Cette galerie de 10 m de longueur débouche sur un plan d'eau profonde dont le substrat est constitué de graviers grossiers et de blocs.

Les récoltes de Triclades ont été effectuées en général à la balance ; les pompages donnent également des *Niphargus*. Le détail des divers prélèvements est reporté sur le tableau 28.

TABLEAU 28. — *Dendrocoelopsis (Amyadenium) chattoni.*

Dates	N. individus sexués	N. individus immatures	Total
Grotte de l'Église à Bas-Nistos			
29.06.1963	4	6	10
08.11.1963	21	8	29
06.10.1964	11	9	20
24.08.1965	48	56	104
22.04.1966	1	2	3
10.04.1967	0	1	1
07.07.1967	0	2	2
17.01.1968 (crue)	—	—	—
05.07.1968	4	14	18
22.11.1969 (pas d'eau)	—	—	—
Galerie de captage			
29.06.1963	7	13	20
08.11.1963	5	10	15
06.10.1964	0	20	20
22.01.1966	1	2	3
10.04.1967	0	14	14
25.08.1967	1	0	1
17.01.1968	7	3	10
22.11.1969	10	13	23
Total grotte	89	98	187
Total captage	31	75	106

Source : MNHN, Paris

La constitution de cet habitat diffère de celle de la grotte de l'Église car il existe ici un remplissage qui ne s'observe pas dans la partie accessible du ruisseau (à l'exception de la marmite dans laquelle se trouvaient plus de 50 % de la faune). Les individus semblent vivre dans les premiers centimètres de sédiments. J'y ai récolté de très jeunes *Amyadenium*, de 3 à 4 mm de long, ne montrant que trois paires de taches oculaires, donc nouvellement éclos. Cependant, les récoltes ne peuvent fournir qu'une idée très imparfaite du peuplement de cette zone où seuls sont accessibles les premiers mètres de la berge.

En conclusion, *D. chattoni* n'est connu, à l'heure actuelle, que dans deux cavités des Pyrénées centrales situées au niveau des circulations des rivières souterraines. Les formes adultes, de grande taille, s'observent seules dans le ruisseau, en plein courant ; les très jeunes individus se capturent essentiellement dans les sédiments de remplissages. Cette espèce ne semble pas dispersée à l'extérieur du massif qu'elle peuple, car on ne la retrouve ni dans le sous-écoulement de la rivière Le Nistos qui traverse la grotte ni dans les sources environnantes.

2. *Les habitats de* Dendrocoelum regnardi

Cette espèce s'est établie dans les eaux souterraines du Sud-Ouest du Massif central ; je l'ai signalée dans les terrains perméables en petit des environs d'Albi. Dans le karst, elle se retrouve dans trois grottes des Causses des Gorges de l'Aveyron et de la Bonnette, au Nord-Ouest d'Albi.

— *La grotte de Saint-Géry*

Commune de Loze, canton de Caylus (Tarn-et-Garonne) ; Cahors : 556,55 × 201,60 ; alt. 185 m.

Dans un cirque de falaises de calcaires jurassiques en bancs minces s'ouvrent deux étages de grottes, dont l'inférieure peut fonctionner comme trop-plein d'un cours d'eau souterrain alimenté en partie par la perte du Cros.

Cette cavité abrite, outre des Cyclopides épigés, *Bythinella opaca* (Ziegler), *Asellus meridianus* Racovitza, et *Niphargus longicaudatus* (Costa). Une visite (le 19.08.1963) m'a permis de récolter en chassant à vue deux individus adultes de 21 × 6 mm et 18 × 4 mm ainsi qu'une partie antérieure montrant une section prépharyngienne.

Le même jour, les recherches effectuées dans la grotte de Gourgue de Saint-Antonin, en hautes eaux, ne donnaient aucun résultat.

— *La grotte de Gourgue de Saint-Antonin*

Commune et canton de Saint-Antonin (Tarn-et-Garonne) ; Cahors : 552,40 × 210,75 ; alt. 170 m.

Après une vingtaine de mètres d'éboulis, le sol de la galerie, située dans les calcaires jurassiques, est occupé par des gours plats à bords onduleux de structure classique. L'eau se perd en amont des éboulis pour jaillir à l'extérieur, dans le talweg qui mène à la grotte. D'après Jeannel et Racovitza (1914, p. 463), les Planaires se trouvent dans les gours argileux proches de l'entrée. Bou a pu y récolter des *Niphargus*.

— *La rivière souterraine de Cabéou*

Commune de Penne, Canton de Vaour (Tarn) ; Montauban : 546,50 × 198,45 ; alt. 185 m.

Le cours d'eau souterrain s'écoule vers l'extérieur à partir de la vasque d'eau profonde d'une voûte mouillante. Dans cette dernière, à la suite d'une crue importante (le 17.08.1963), Bou a mis en évidence, pour la première fois, la présence de Triclades associés à *Bythinella reyniesi* (Dupuy) et *Niphargus longicaudatus*.

Lors de ma visite (le 25.05.1970) [1] une simple chasse à vue n'a permis la capture d'aucun *Dendrocoelum*.

1. Température de l'eau 13,6°C ; pH : 7 ; TAC : 30,5 ; TH total : 31 ; TH Ca^{++} : 31 ; SO_4^{--} : 12 et SiO_3^{--} : 5 mg/l.

Source : MNHN, Paris

En conclusion, au niveau des karsts, l'habitat des Triclades dans les Causses semble plus limité que celui que l'on observe dans les Pyrénées. Les individus, peu nombreux, n'ont été récoltés que dans les rivières souterraines ; il ne m'a jamais été possible de mettre en évidence les Planaires dans la zone supérieure qui a cependant fait l'objet de nombreuses prospections.

III. — *CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES, DISCUSSION DES RÉSULTATS*

« ... une Planaire ne se trouvera jamais dans toutes les grottes d'un même massif, comme telle espèce de Coléoptère ou d'Amphipode, mais (que) deux points voisins pourront en héberger de très différentes » (de Beauchamp, 1932, p. 354). Le premier terme de cette affirmation est indéniable, le second se vérifie pour quelques espèces.

L'étude écologique des Triclades présente une difficulté majeure qui réside dans l'impossibilité d'accéder régulièrement au biotope. Ce problème n'est toujours que partiellement résolu à l'heure actuelle. Les grottes recoupant la zone d'un massif karstique traversée par les infiltrations issues de la surface et celles qui se situent dans la région où prédomine l'écoulement subhorizontal des eaux offrent le moyen d'atteindre une partie des circulations du système. L'accès aux circulations de la zone noyée est très rarement possible, aussi la seule méthode d'approche consiste-t-elle parfois à filtrer les exutoires. Mais, alors que les Triclades peuvent se laisser entraîner lors des débordements des nappes d'interstices et se retrouvent en front de sources ou en une aire réduite d'un cours d'eau subaérien, il semble qu'ils réagissent de façon différente et résistent lors des mises en charge importantes des drains des systèmes karstiques. Barr (1968, p. 91) suppose également que : « Positive rheotaxis would presumably prevent aquatic cavernicoles from accidentally swimming out of the caves, especially when combined with light sensitivity ». Les Triclades n'apparaissent que très occasionnellement au niveau des résurgences ; le seul cas que j'ai pu observer est fourni par *Dendrocoelum atriostrictum* que l'on récolte sous les pierres d'une émergence karstique, à Sereniak, dépression de Carasova (Banat, Roumanie).

En multipliant le nombre des exemples étudiés il est possible d'arriver à circonscrire le domaine habité par les Triclades : un massif karstique semble pouvoir abriter en n'importe quelle zone des représentants de ce groupe ; cependant les peuplements de Planaires obscuricoles occupent des régions préférentielles.

Les cavités de la zone supérieure d'infiltration, domaine des gours alimentés temporairement par les eaux météoriques, hébergent dans certains cas des Triclades. Mais il s'agit toujours d'individus récoltés en nombre peu élevé, en des points très précis de la grotte, et jamais d'abondantes populations dispersées dans les divers bassins résiduels.

Dans les Pyrénées de tels habitats sont réalisés pour *Plagnolia vandeli* dans la grotte de Riusec. *D. (Amyadenium) beauchampi* se capture sous les pierres, dans de petites collections d'eau, alimentées par un très faible ruissellement qui s'écoule en période sèche dans la partie basse de la grotte de Montalibet (Commune de Peyrouse, canton de Saint-Pé-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées). Cette espèce a été également récoltée dans un gour proche de l'entrée de la grotte de Bétharram (Commune d'Arthez-d'Asson, canton de Nay-Ouest, Pyrénées-Atlantiques), alors que, au niveau de la rivière souterraine qui parcourt l'étage inférieur, seule l'espèce épigée *Polycelis felina* est présente. *D. (Amyadenium) brementi* a été décrit d'un habitat semblable, de la grotte d'Oxibar (Commune de Camou-Cihigue, canton de Tardets-Sorholus, Pyrénées-Atlantiques) où toutefois je ne l'ai jamais retrouvé.

Enfin, dans une perte rappelant par sa constitution le gouffre du Plagnol, se récolte régulièrement *Dendrocoelum coiffaiti* ; le ruisseau souterrain d'Ainharp (Commune d'Ainharp, canton de Mauléon, Pyrénées-Atlantiques) coule souvent directement sur la roche où se sont individualisées quelques cuvettes à très faible remplissage. Les Triclades, toujours très rares, se situent alors dans un habitat transitoire qui ne leur permet aucune extension.

Mes prospections, au niveau des karst, se sont limitées au Sud de la France. Cependant, alors que dans ces régions la présence des Triclades se signale comme un phénomène sporadique, quelques

Source : MNHN, Paris

visites de cavités, en Roumanie, m'ont permis de me rendre compte de la richesse de la faune des Triclades de cette partie des Carpathes. De nombreuses espèces sont susceptibles d'habiter les zones supérieures des massifs karstiques, contrairement à ce qui s'observe dans les Pyrénées. Tel est le cas par exemple pour *Dendrocoelum orghidani* et *D. stenophallus* capturés respectivement dans une grotte du Banat et deux grottes d'Olténie.

Les cavités recoupant les rivières souterraines hébergent également des Triclades et offrent en outre à ce groupe la possibilité de s'établir au sein des dépôts alluvionnaires pour former de véritables populations. Ceci n'est pas l'apanage des seuls Triclades car on retrouve dans le milieu interstitiel de nombreuses espèces qui constituent une biocénose variée.

La grotte du Goueil-di-1ler représente le plus bel exemple qu'il m'ait été donné d'analyser. De l'étude préliminaire qu'il en avait entreprise, Ronch (1968, p. 78) concluait : « Le milieu d'interstices réalisé par les alluvions grossières déposées par les cours d'eau souterrains s'avère riche en Copépodes. C'est là que des populations abondantes doivent être recherchées ». L'analyse rigoureuse des Harpacticides fournis par les prélèvements ultérieurs qui y furent effectués lors de ce travail a confirmé la véracité de cette première affirmation et a conduit l'auteur (Rouch, 1971) à délimiter la dispersion des espèces en fonction des différents biotopes : eau libre, sédiments superficiels, interstitiel profond.

Les Oligochètes, les Cyclopides, *Niphargus* et *Stenasellus* peuplent abondamment cette partie d'un drain. Cependant, dans le cas des *Stenasellus* et des Planaires, il convient d'employer des méthodes de récoltes utilisant des appâts, afin de mesurer l'abondance des peuplements ou simplement pour rendre compte de la présence de l'espèce. Il est ainsi démontré que 87 % des *Plagnolia* vivent dans les sédiments immergés du sous-écoulement lui-même (50 % dans les sédiments proches de la surface et 37 % à la profondeur de 0,30 à 0,50 m) ; 3 % se trouvent au niveau des plages latérales et 10 % dans l'eau libre (récoltés par chasse à vue, seule méthode utilisée dans beaucoup de cas) ; le total des individus étudiés correspond à 304 taxa.

Un certain nombre de rivières souterraines hébergent des Triclades dans les régions que j'ai prospectées (en leur partie accessible, elles ne présentent pas toutes des remplissages alluvionnaires permettant l'implantation d'abondantes populations et leur maintien dans la grotte, lors des crues). Tel est le cas de la grotte de l'Église à Bas-Nistos, de Saint-Géry, de Gourgue de Saint-Antonin et de Cabéou. En Roumanie encore, j'ai retrouvé ce type d'habitat dans la grotte de Ponor-Plopa (Banat) mais surtout dans celle de la Mănastirea Tismana. Cette grotte est parcourue par un ruisseau souterrain dont la galerie s'élargit en une vaste salle, après l'entrée. Le sol est en grande partie recouvert par de grossières alluvions et montre une série de laisses. La chasse à vue dans le ruisseau (où pénètre *Dugesia*) et sous les pierres de la salle a fourni six *Dendrocoelum tismanae*. Le fait d'appâter les laisses pendant quelques heures permettait, pour la première fois, la remarquable récolte, dans ce biotope, d'une soixantaine d'individus ; la majorité de ces formes consistait en de très jeunes animaux immatures.

Ainsi est mise en évidence l'importance du substrat pour la constitution du peuplement des cavités souterraines puisque c'est au sein même des sédiments que peuvent s'établir la plupart des populations. En revanche, le substrat, considéré comme une entité isolée, n'apparaît pas essentiel pour définir la diversité des biotopes aquatiques. De ce fait, il est difficile d'envisager comme recevable l'étude expérimentale sur les « niches écologiques » de *Dendrocoelum album*, hôte de la rivière souterraine de Planinska Jama (Yougoslavie) de Chodorowski et Aljancic (1969, p. 48) ; ces auteurs affirment que le Dendrocoele se déplace de préférence sur les surfaces dures tandis qu'il fréquente rarement le gravier et évite généralement les surfaces couvertes de limon. Il s'agit ici de simples données offertes à l'observation, lors de chasse à vue, et nous savons que celle-ci ne rend compte que d'une proportion très faible du pourcentage des individus présents dans l'interstitiel des rivières souterraines.

Enfin, dans les Pyrénées, un seul exemple peut être retenu, confirmant l'existence de Planaires dans les circulations noyées ; c'est celui de l'espèce *Dendrocoelum tuzetae* dans le gouffre des Caoujous.

Les conclusions formulées par Vandel (1964, p. 335) peuvent donc s'appliquer pour les Triclades hypogés : « Il serait faux d'imaginer que les cavernicoles demeurent strictement liés à un biotope déterminé. Tout spécialement de nombreux aquatiques sont capables de se maintenir dans des milieux différents les uns des autres ». Mais ce maintien peut s'effectuer à titre individuel et nous sommes en

Source : MNHN, Paris

présence de quelques rares formes isolées dans les cavités accessibles de la zone supérieure où elles subsistent semble-t-il de façon précaire ; au contraire, dans le cas des rivières souterraines, il peut s'étendre à toute une population qui s'établit au sein de l'interstitiel.

Le maintien des Triclades est lié, par ailleurs, à la possibilité de trouver dans les eaux souterraines les éléments nutritifs nécessaires à ces animaux carnivores. Ainsi, dans tous les cas étudiés, apparaît l'association Triclade-*Pelodrilus*, Triclade-*Stenasellus* ou *Niphargus*-Triclade.

La présence d'Oligochètes et de Crustacés de grande taille semble donc une condition nécessaire, mais non suffisante, pour assurer la présence des Triclades : les cavités qui abritent les proies sont beaucoup plus nombreuses que celles habitées par les Planaires prédatrices. Les Planaires se montrent pourtant tolérantes vis-à-vis du milieu puisque Holsinger (1966) les a signalées dans une grotte polluée de Virginie, associées à *Tubifex tubifex*.

La comparaison entre les peuplements de l'interstitiel de grotte et ceux d'un inferoflux de ruisseau subaérien démontre sans conteste la très grande richesse faunistique des deux milieux, comparables quant à leur constitution. Mais, bien que les Triclades puissent se rencontrer dans les deux types de sédiments, je n'ai jamais pu observer une continuité de peuplement dans le cas où une circulation en terrain perméable en petit succède à une circulation dans les karsts ; l'étude des habitats des formes hypogées et des formes épigées immédiatement voisines n'a pas montré de différences marquantes entre les eaux des deux domaines qui, le plus souvent, s'interpénètrent.

Les stations de récoltes des Paludicoles hypogées sont rares, tout au moins en France ; leur mise en évidence, au sein du domaine aquatique souterrain, est intimement liée à la technique utilisée. Celle-ci n'a pas permis jusqu'à ce jour de déceler (en admettant qu'elles existent, comme je suis amenée à le supposer) ces formes au niveau des réseaux de fentes des massifs karstiques, ni d'évaluer l'abondance des populations des aquifères des terrains perméables en petit. A mon sens, ce sont ces difficultés techniques, jointes à un ensemble de conditions complexes, qui permettent d'expliquer le caractère sporadique des Triclades hypogés et non pas uniquement l'insuffisance des prospections.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ DE LA TROISIÈME PARTIE

I. Les facteurs écologiques qui régissent l'implantation des différentes populations de Triclades épigés sont bien connus ; l'analyse, à titre indicatif, de trois stations au contact de biotopes souterrains montre à l'évidence leurs limites de variations. Ces stations hébergent l'espèce *Polycelis felina* qui peuple abondamment les cours d'eau de moyenne altitude ; elle peut être associée à l'espèce montagnarde, sporadique, *Crenobia alpina* ou remplacée par celle-ci au-dessus de 1600 m.

II. Les eaux souterraines continentales sont caractérisées par la nature de leur terrain support : les terrains perméables en petit sont distincts des terrains perméables en grand, parmi lesquels seuls les milieux karstiques ont été étudiés. Les Triclades hypogés se rencontrent dans le domaine aquatique souterrain qui n'est pas limité aux simples aspects qu'offrent les eaux dans les grottes.

III. Au niveau des terrains perméables en petit, les sous-écoulements de rivières et les nappes constituent des biotopes favorables à l'établissement des Triclades. L'étude du peuplement du Nert fournit un exemple précis des conditions d'existence de la faune interstitielle ; cette étude, effectuée de façon suivie durant une année, laisse apparaître les fluctuations enregistrées pour les paramètres caractéristiques du milieu et pour la biocénose. Trois espèces de Planariidae, deux genres de Gastéropodes et 26 espèces de Crustacés ont été mis en évidence dans le sous-écoulement du Nert. Alors que certaines de ces formes étaient déjà bien connues en tant qu'hôtes des nappes parafluviales (*Niphargus*, Copépodes, ...) certaines autres, tenues pour des formes rares et inféodées aux eaux de grottes (*Plagnolia*, *Stenasellus*), apparaissaient pour la première fois et en grand nombre dans les récoltes ; leur abondance résulte de l'efficacité de la méthode employée.

Les Triclades peuplent l'interstitiel à un mètre de profondeur sous le lit du ruisseau ; le pourcentage des formes adultes récoltées est de 57 % ; les captures ont lieu toute l'année, à l'exception des périodes de crues.

Des données fragmentaires, résultant de nombreuses prospections, fournissent un aperçu de l'extension des Triclades au sein des aquifères à perméabilité d'interstices : présence de *Dendrocoelum lescherae* dans le sous-écoulement du Volp, de *Phagocata vitta* dans celui des rivières des Pyrénées et celui du Tarn. La nappe alluviale peut également abriter diverses espèces : *Plagnolia vandeli* se trouve dans la nappe alluviale du Salat, *P. vitta* dans celle de l'Isère, *D. regnardi* dans celle du Tarn.

Enfin certaines nappes laissent échapper en leur point d'émergence les espèces qu'elles hébergent.

IV. L'étude des terrains perméables en grand est limitée aux observations faites pour les massifs karstiques.

Dans la zone supérieure d'infiltration, quelques cavités constituent un lieu de capture de Triclades, en majorité asexués, peu nombreux et très localisés aux points d'arrivée de l'eau dans la grotte (Riusec, Plagnol de la Plagne, Montalibet et Bétharram) ; celle-ci ne serait qu'une des voies empruntées par la faune déplacée à l'intérieur d'un système karstique.

Source : MNHN, Paris

En revanche, les rivières souterraines abritent de véritables populations de Triclades. L'étude du peuplement de la grotte du Goueil-di-Her au niveau du cours d'eau souterrain, de la voûte mouillante et des laisses d'eau de la galerie d'accès, rend compte du mode de vie des Triclades en eau libre, sédiments superficiels, et interstitiel profond. C'est uniquement dans les remplissages alluvionnaires qu'ont été mises en évidence les populations en place ; 87 % des *Plagnolia* y sont récoltées et résistent, en s'enfonçant, à l'entraînement consécutif aux crues. En effet aucun Triclade hypogé n'apparaît lors des filtrages des exutoires du système.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY OF THE THIRD PART

I — The ecological factors influencing the distribution of the epigeous triclads are known; but for further comparable information their different types of distribution have been studied in three stations which are located in the vicinity of some subterranean biotopes. In these places *Polycelis felina* is a frequent inhabitant of rivers at 400 to 1000 m altitude, and associated with the sporadic and mountainous species, *Crenobia alpina*; the former is less numerous than the latter beyond 1 600 m altitude.

II — The continental subterranean waters can be classified according to the type of sedimentary rock which surrounds them. The low-permeability interstitial sediments are different from the high-permeability ground systems such as karsts. Hypogeous triclads are to be found in the general subterranean aquatic system and are not restricted to the underground pools and streams waters usually examined for turbellarians.

III — In low-permeability sediments, such as those found under certain rivers and the water tables, there are numerous biotopes favorable to the hypogeous triclads. A year-around study of the populations of the Nert River yielded much data on the biotopes and biocenoses and the role of different factors influencing the establishment of an interstitial fauna. Three species of Planariidae, two genera of Gastropoda and 26 species of Crustacea have been collected in the Nert underflow. Some of these forms were already known as dwellers of the water tables associated with the river system (*Viphargus*, Copepoda), while others which were considered as very rare and restricted to the cave water (*Plagnolia*, *Stenasellus*) were collected in great number for the first time, because of the very efficient method used by the author.

Triclads were distributed in the interstitial system of the river underflow down a depth of 1 m, and 57 % of the individuals collected were adults. Collecting was possible throughout the year except during the flood season.

Fragmentary data obtained from numerous stations showed the following distribution of triclads in the subterranean waters in the underflow itself : *Dendrocoelum lescherae* in the Volp River, *Phagocata vitta* in some Pyrenean Rivers, and in the Tarn. Some triclads are found in the alluvial water table : *Plagnolia vandeli* in the Salat River, *P. vitta* in the Isère and *D. regnardi* in the Tarn.

The species which live in these water tables are often swept out of their biotopes by intermittent outflowing springs.

IV — The study of high-permeability sediments has been restricted to the karstic systems. In the caves of the upper, filtration area, some triclads can be captured occasionnally, but they are restricted to the point where the water passes into the cave (Riusec, Plagnol de la Plague, Montalibet and Betharram stations). These planarians are not very numerous and most of them are immature. They are thought to be transient specimens which have been displaced from their original biotope through the karstic system.

Source : MNHN, Paris

In contrast to this, cave rivers are suitable for the establishment of normal triclad populations which include all stages in the life cycle (except cocoons). This was demonstrated by the study of the Goueil-di-Her cave. The cave river, the siphons and the pools of the main gallery have been prospected and the conditions of life of the triclads in running waters, in surface-layer sediments and deep interstitial lacunar systems have been described. It is in alluvial sedimentary biotopes only that normal populations can be maintained ; 87 % of the *Plagnolia* specimens collected were found in these biotopes. By moving into the deeper layers of the sediments they can escape being displaced by the current during the flood season. In fact no hypogeous triclads can be found by filtering the water flowing out from this karstic system.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Cette étude monographique des Triclades Paludicoles est limitée aux formes peuplant les eaux souterraines d'Europe. Trois options ont guidé mes recherches : aux documents d'ordre taxinomique et biogéographique, qui constituent la première partie de ce mémoire, succèdent des données biologiques et écologiques auxquelles sont consacrées la deuxième puis la troisième partie de ce travail. A la suite de l'exposé de chacune d'entre elles, j'ai donné un résumé des résultats acquis ; je rappellerai brièvement les notions essentielles qui se dégagent de l'ensemble du sujet.

I. Aucun ouvrage de synthèse ne traite actuellement de la *taxonomie* des Triclades, aussi me suis-je attachée, tout en effectuant la révision des espèces qu'il m'a été possible de me procurer, à réaliser un catalogue dans lequel sont consignées toutes les formes hypogées citées dans la littérature.

La distinction entre les deux familles, Planariidae et Dendrocoelidae, repose sur la disposition des fibres musculaires de la partie interne du pharynx : chez les premières, les fibres musculaires circulaires sous-épithéliales se séparent nettement de la couche des fibres longitudinales ; chez les secondes, les couches de fibres longitudinales alternent régulièrement avec les couches de fibres circulaires.

Alors que les Planariidae ne sont représentées en Europe que par trois genres (*Plagnolia*, *Phagocata* et *Atrioplanaria*) et quinze espèces véritablement inféodées aux eaux souterraines continentales, les Dendrocoelidae renferment quatre genres (*Dendrocoelum*, *Miodendrocoelum*, *Dendrocoelopsis* et *Rectocephala*) dont la majorité des espèces sont hypogées. L'un de ces genres, le genre *Dendrocoelum*, s'est tout particulièrement différencié au sein du domaine souterrain ; les 64 *Dendrocoelum* actuellement décrits se répartissent de façon inégale en huit sous-genres.

L'*aire de répartition* des formes hypogées n'est jamais très vaste ; tout au plus ces formes possèdent-elles une dispersion de type régional et le plus souvent sont-elles cantonnées en des stations uniques ou très proches les unes des autres. Mais en raison de la discontinuité des recherches et de l'aspect fragmentaire des prospections il semble difficile de pouvoir actuellement établir avec précision les limites d'extension absolues d'une espèce.

II. Les récoltes, bien que rarement abondantes, ont permis d'effectuer des *élevages*, sur lesquels repose l'essentiel des données biologiques retenues. Jusqu'à ce jour la biologie des Triclades hypogés était connue par les seules observations de de Beauchamp. J'ai complété ces résultats préliminaires et établi des comparaisons entre les divers aspects que présente le cycle biologique des espèces épigées et hypogées.

A — *Sexualité*. Il n'existe pas de différences notables entre Planaires épigées et hypogées en ce qui concerne la structure des organes génitaux, mais le nombre d'ovules contenus dans les ovaires est réduit chez les formes hypogées et leur taille est supérieure à celle des ovules des épigées ; ce caractère apparaît en relation avec la diminution du nombre des œufs. L'étude des espèces hypogées, appartenant aux genres *Plagnolia*, *Phagocata*, *Atrioplanaria*, *Dendrocoelum* et *Dendrocoelopsis*, a permis de dégager quelques constantes fondamentales des Triclades inféodés aux eaux souterraines. Leur copulation est caractérisée par une durée de l'ordre de plusieurs heures et s'observe tout au long de l'année indépendamment de la période annuelle considérée. Les cocons, dépourvus de pédoncule de

Source : MNHN, Paris

fixation, sont entourés d'une membrane peu pigmentée. Il n'existe pas de cycle annuel chez la plupart des espèces, à l'exception d'*Atrioplanaria delamarei* qui pond pendant les mois de février et mars.

La durée du développement embryonnaire est tout particulièrement significative ; alors qu'elle varie de deux à dix semaines chez les formes épigées, elle est de deux mois chez *A. delamarei* et atteint cinq mois chez *Dendrocoelum regnardi*, dans les mêmes conditions de température, ce qui montre à l'évidence le net allongement du temps requis pour l'éclosion des cocons des formes hypogées. La fertilité des pontes est variable selon les espèces, mais ne paraît pas moindre chez ces dernières, contrairement à ce que supposaient les anciens auteurs. Alors que chez les espèces épigées, le nombre maximum de jeunes par cocon est de quarante, il ne dépasse pas huit chez les espèces hypogées ; dans la majorité des cas, seuls deux à trois jeunes éclosent par cocon. La taille des jeunes est en général plus grande chez les Triclades hypogés dont le développement, jusqu'au stade adulte, demande de six mois à plus d'une année tandis qu'une espèce épigée se développe en deux mois. La longévité suit la même règle générale et se montre supérieure chez les espèces hypogées.

B — *Scissiparité*. Bien que la reproduction sexuée semble le mode de reproduction le plus répandu chez les Triclades hypogés, j'ai noté l'apparition de la scissiparité chez certaines races de *Phagocata vitta* et chez *Plagnolia vandeli*. La multiplication asexuée s'observe uniquement chez des espèces de la famille des Planariidae qui, nous le savons, est peu représentée au sein des eaux souterraines. Les modalités de la division spontanée sont analogues, chez les Triclades hypogés où ce mode de multiplication a été décrit, à celles des formes épigées scissipares.

Le niveau du plan de scission est très variable et la température optimale pour les manifestations du phénomène se situe entre 11 et 12°C.

Il est à noter une particularité de l'espèce *P. vandeli* chez laquelle le réflexe de la scission persiste encore chez des individus sexués alors que les deux modes de reproduction s'excluent réciproquement.

C — *Régénération*. Il a paru intéressant d'effectuer quelques expériences de régénération chez les Triclades hypogés, car ces espèces n'avaient fait l'objet à ce jour d'aucune recherche de ce genre. L'espèce épigée *Polycelis felina* a été prise comme témoin pour une comparaison entre les formes souterraines d'une part et superficielles d'autre part. Les processus morphologiques et histologiques de la régénération céphalique sont les mêmes chez les deux groupes et se montrent donc indépendants du biotope et des conditions écologiques ; toutefois, la durée du phénomène est étroitement liée à ces facteurs. En effet, la lenteur de la régénération des espèces hypogées est caractéristique : à la même température, l'apparition des yeux, après amputation de la tête, exige 16 jours chez *P. felina*, 45 jours chez *P. vitta* et 90 jours chez *Dendrocoelopsis chattoni* ; les auricules sont visibles également après 90 jours chez l'espèce non oculée *P. vandeli*.

D — Le ralentissement général de l'ontogenèse des Triclades hypogés pourrait trouver en partie son explication dans les variations du *métabolisme respiratoire* dont j'ai mesuré les taux d'intensité, très bas, par dosages chimiques et au moyen de microrespiromètres. L'intensité respiratoire (I. R.) qui varie selon la température de 0,155 à 0,224 ml/g/h chez *P. felina*, espèce épigée, n'est que de 0,03 à 0,05 ml/g/h pour la plupart des formes hypogées. Ainsi, chez des individus de poids semblables placés dans des conditions comparables, le taux maximal de l'I. R. des hypogés est quatre à sept fois inférieur aux plus petites valeurs obtenues pour les épigés. L'influence de la température sur l'I. R. est sensible chez les Triclades hypogés, pourtant, dans les limites des conditions d'expériences (températures comprises entre 9 et 14°C) les différences enregistrées ne sont pas significatives ; il en est de même pour les taux obtenus avec les diverses méthodes de mesures utilisées.

Enfin, il semble bien établi que les facteurs externes, température et éclairement, longtemps tenus pour responsables de la faible intensité respiratoire des espèces hypogées, ne puissent entraîner directement la transformation du type métabolique caractéristique de ces formes.

Donc, si dans l'ensemble le déroulement des processus biologiques demeure comparable chez les diverses Planaires que j'ai étudiées, il apparaît, à tous les stades de la comparaison entre espèces épigées et hypogées, qu'un ralentissement général soit caractéristique des manifestations biologiques

Source : MNHN, Paris

de ces dernières. Cette lenteur représente l'un des aspects fondamentaux de la biologie des formes souterraines déjà mis en évidence par quelques auteurs pour certains Invertébrés (Ginet, 1960 ; Delamare-Deboutteville, 1960 ; Delamare-Glaçon, 1963 ; Juberthie, 1964 ; Rouch, 1968).

III. Plusieurs biotopes du domaine aquatique souterrain, habités par les Triclades, ont fait l'objet d'une étude détaillée.

A — Avant d'en entreprendre l'analyse, il m'a paru utile de rappeler brièvement l'essentiel des données qui régissent la dispersion des espèces épigées et l'implantation des différentes populations ; ces facteurs principaux sont la température, l'oxygénation et la vitesse du courant.

Dans les Pyrénées, *Polycelis felina borellii*, espèce semi-cosmopolite, se rencontre au contact de biotopes souterrains, tout particulièrement dans trois stations étudiées dont la température varie de 3 à 15°C ; les valeurs du pH sont comprises entre 6,8 et 8,4, celles de l'oxygène dissous entre 8 et 11 ppm. Ces valeurs sont sensiblement les mêmes dans les trois stations. En revanche, les mesures de la résistivité laissent apparaître des différences importantes car la minéralisation moyenne des eaux rend compte de la nature géologique des terrains dans lesquels elles circulent. Aussi pour le Nert qui traverse des dolomies sur un bref trajet, la résistivité est trois fois plus élevée que pour l'Escalette qui parcourt une partie du Massif karstique d'Arbas et dont la résistivité est d'environ 3 000 Ω-cm. L'habitat le plus stable se trouve réalisé en front de source.

B — Les eaux souterraines continentales peuvent être classées suivant la nature de leur terrain support ce qui permet d'établir la distinction entre les terrains perméables en petit, et les terrains perméables en grand essentiellement représentés par les karsts. Il apparaît à l'observation des données bibliographiques qu'aucune recherche écologique ne porte sur les Paludicoles hypogés dont la présence a été signalée non seulement au niveau des grottes mais encore dans les nappes.

C — J'ai entrepris l'étude du milieu perméable en petit et de son peuplement en prospectant les aquifères à perméabilité d'interstices au niveau des sous-écoulements de rivières d'une part et dans les nappes d'autre part. Le Nert a été pris comme exemple pour l'analyse des paramètres caractéristiques de l'inferoflux. Les différents prélèvements effectués en 17 stations le long des 8 km prospectés et 114 pompages réalisés en une même station ont permis de relever les points suivants :

— Le sous-écoulement d'une rivière de moyenne altitude abrite une faune diversifiée ; il est peuplé de façon continue mais non homogène ; quelques stations s'avèrent particulièrement favorables au développement d'une biocénose caractéristique.

— Certains des taxa récoltés avaient déjà été signalés dans les nappes alluviales ; au contraire, des populations d'espèces de la macrofaune (*Plagnolia*, *Stenasellus*), tenues pour des formes inféodées aux eaux de grottes, ont été mises en évidence pour la première fois et en grand nombre (3 598 *Stenasellus*).

— Les *Plagnolia* sont présentes en aval du ruisseau ; 85 individus ont été capturés au niveau d'une seule station ; la plupart des exemplaires ont été récoltés à un mètre de profondeur, alors que les Crustacés s'observent dans l'interstitiel plus proche de la surface (de 0,40 à 0,70 m). Aucune variation saisonnière n'apparaît pour la faune qui disparaît toutefois en période de crue.

— Le renouvellement continuel des animaux aux divers points de prélèvements traduit un peuplement généralisé de ce milieu interstitiel montré à l'évidence par la méthode de récolte utilisée.

Il apparaît donc que les Triclades se rencontrent dans les sédiments immergés situés sous le lit des ruisseaux qui constituent un habitat favorable au développement de populations riches en espèces.

Les Triclades peuvent s'établir également dans les nappes dont l'étude est rendue possible par les puits et les sources. Ces dernières abritent les individus entraînés vers l'extérieur lors du gonflement de la nappe mais ne rendent compte que d'une manière fragmentaire de son peuplement.

Source : MNHN, Paris

D — Parallèlement à l'étude des biotopes à perméabilité d'interstices, j'ai poursuivi des recherches portant sur l'habitat des Trielades en terrains perméables en grand, uniquement en massif karstique. Ici encore la difficulté majeure réside dans l'impossibilité d'accéder directement au biotope dans la plupart des cas. Les grottes recoupant la zone du massif traversée par les infiltrations et celles qui se situent dans la partie du karst où prédomine l'écoulement subhorizontal des eaux offrent le moyen d'atteindre seulement une fraction des circulations du système. Les Trielades s'observent dans ces différents types de circulation.

Dans la zone supérieure, les habitats semblent précaires. En général, le nombre des individus récoltés est peu élevé et le pourcentage des sexués est faible. Les Trielades se trouvent en des points très limités de la cavité (grotte de Montalibet, de Bétharram, de Riusec) où ils sont entraînés lors de l'alimentation en eau de la grotte. En effet, les peuplements des gours se font et se défont en fonction de l'importance des infiltrations qui assurent la présence de la faune aquatique à ce niveau ; les Planaires n'y constituent pas de populations en place.

Aussi se pose la question du biotope d'origine de ces animaux. Bien que ce problème demeure encore entier, diverses observations dans la nature permettent de supposer que, dans la partie supérieure des massifs, les Planaires peupleraient soit de petites nappes en rapport étroit avec le réseau de fentes, soit directement le réseau de fentes, et accéderaient secondairement aux lieux de capture (gouffre du Plagnol de la Plague). Ces derniers constituent un habitat souvent transitoire où la biocénose ne peut se développer et ne se maintient que temporairement.

Au niveau des rivières souterraines, en revanche, peuvent être mises en évidence de véritables populations de Trielades.

L'étude de la grotte du Goueil-di-Her a servi d'exemple pour ce type de peuplement. Des recherches suivies, au cours d'une année complète, ont permis d'une part d'estimer la fréquence des phénomènes de crue et, d'autre part, d'évaluer les variations de l'extension des mises en charge de la galerie. Le cours d'eau souterrain, à régime torrentiel, présente un cycle annuel saisonnier qui apparaît dans les mesures physico-chimiques effectuées. Mais bien que ces conditions peu stables ne semblent guère propices à l'établissement de populations hypogées dans la cavité, il a été possible de montrer l'existence d'une riche association d'espèces aquatiques représentées par plus de 15 000 Crustacés, capturés en 176 prélèvements (Lescher-Moutoué et Gourbault, 1970) par différentes méthodes de récoltes. Celles-ci soulignent les biotopes préférentiels des diverses espèces. Ainsi, 10 % seulement des *Plagnolia* sont recueillies par chasse à vue, alors que la presque totalité des individus peuple le milieu interstitiel constitué par les remplissages alluvionnaires du ruisseau, restreints au seul sous-écoulement. C'est pourquoi certains types de récoltes (chasse-à-vue, sondage Karaman-Chappuis) rendent le plus souvent imparfaitement compte de l'importance d'un peuplement au sein du domaine souterrain.

L'adaptation à la vie interstitielle, liée à la possibilité d'adhérer fortement au substrat, va permettre aux Planaires de se maintenir dans un même biotope souterrain et de ne pas être entraînées vers les exutoires des systèmes karstiques comme le sont beaucoup d'autres formes recueillies par filtrages.

Il est à noter que les techniques utilisées dans ce travail, dont l'efficacité se trouve accrue par adjonction d'appâts, représentent actuellement les seuls moyens d'investigation possible dont nous disposons pour l'étude des habitats des Trielades hypogés dans les karsts ; elles n'offrent aucun moyen d'accès au réseau de fentes qui, à l'instar du milieu interstitiel des rivières souterraines, pourrait être un des biotopes préférentiels fréquenté par les Planaires.

Quoiqu'il en soit, et bien que les Trielades se rencontrent dans les karsts, indifféremment depuis la zone supérieure d'infiltration jusqu'aux circulations subhorizontales des rivières souterraines, c'est seulement à ce dernier niveau que s'observent des populations en place.

Celles-ci, nous l'avons vu, se trouvent également dans l'interstitiel des sous-écoulements de cours d'eau subaériens. Toutefois ne s'observe jamais, semble-t-il, de continuité de peuplement lorsqu'une circulation en terrain perméable en petit succède à une circulation en terrain perméable en grand, alors que les Planaires peuvent peupler également ces deux milieux souterrains.

1 564 018 6

Source : MNHN, Paris

En résumé, il apparaît à l'issue de cette étude que ce ne sont pas tant les seuls critères de dépigmentation et d'anophthalmie (prônés depuis longtemps par de nombreux Biospéologues) que la lenteur des processus biologiques, dont le faible métabolisme respiratoire, qui confèrent aux Triclades Paludicoles leur qualification écologique d'hypogés. Une meilleure connaissance de l'habitat de ces espèces tend à prouver que ces formes ne sont pas limitées à « quelques mètres cubes d'eau habitables » (de Beauchamp, 1932) ; en effet, la mise en évidence de leur mode de vie interstitiel permet d'admettre un peuplement étendu aussi bien au niveau des terrains à perméabilité d'interstices que dans les karsts. Toutefois des techniques appropriées seront nécessaires pour permettre d'évaluer l'abondance des populations et d'expliquer leur caractère sporadique.

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
et Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis (Ariège).
Septembre 1971.

Source : MNHN, Paris

INDEX I

LISTE DES ESPÈCES DE PLANARIIDAE RENCONTRÉES DANS LE MILIEU SOUTERRAIN

	Pages		Pages
absoloni	20	*nigra*	27
albissima	31	*natadena*	36
alpina	21	*ochridana*	32
anophthalma	24	*olivacea*	33
benazzii	27	*opisthagona*	36
bosniaca	32	*paravitta*	33
delamarei	36	*racovitzai*	34
felina	26	*tenuis*	27
hepta	27	*teratophila*	24
illyrica	31	*torva*	24
leptophallus	34	*undulata*	33
maculata	33	*vandeli*	20
montenigrina	23	*vitta*	30

LISTE DES ESPÈCES DE DENDROCOELIDAE HYPOGÉS

— Espèces du genre *Dendrocoelum*.

abditum	48	*collini*	50
adenodactylosum	65	*cruciferum*	70
affine	65	*debeauchampianum*	54
agile	61	*decemoculatum* (= *album*)	62
album	62	*dumitrescuae* (= *stenaphallus*)	56
alexandrinae	56	*geticum*	71
atriostrictum	54	*gineti*	72
banaticum	54	*hankoi*	52
barbei	45	*hercynicum* (= *bohemicum*)	73
beauchampi	74	*hussoni*	71
boettgeri	61	*infernale*	75
bohemicum	73	*italicum*	50
botosaneanui	74	*jablanicense*	68
brachyphallus	60	*kenki*	47
caecum	64	*komareki*	67
carpathicum	52	*lacteum*	75
cavaticum	51	*lacustre*	67
chappuisi	56	*lescherae*	47
clujanum	54	*lipophallus* (+ var. *superficialis*)	61
codreanui (= *banaticum*)	54	*lychnidicum*	66
coiffaiti	47	*maculatum*	66

Source : MNHN, Paris

	Pages		Pages
magnum	70	*remyi*	72
mrazeki	48	*romanodanubialis*	70
nausicaae	68	*sancti-naumi*	67
ohridense	68	*sollaudi*	71
orghidani	55	*spelaeum* (+ var. *caucasicum*)	51
orghidani (= *polymorphum*)	55	*sphaerophallus*	59
pannonicum (variété de *mrazeki*)	50	*stenophallus*	56
parvioculatum	73	*subterraneum*	73
plesiophthalmum	66	*tismanae*	55
polymorphum	55	*tubuliferum*	74
prespense	67	*tuzetae*	45
puteale	60	*vaillanti*	45
racovitzai	58	*voinovi*	64
regnardi	44	*warnimonti*	51

— Autres espèces de Dendrocoelidae.

beauchampi	81	*parisi*	75
brementi	82	*schneideri*	84
chattoni	81	*spinosipenis*	80
garmieri	82	*vandeli*	81

Source : MNHN, Paris

INDEX II

STATIONS DE RÉCOLTE DES TRICLADES HYPOGÉS, EN EUROPE

Je reprends ici le premier index mis au point par de Beauchamp (1932, p. 268), avec les addenda qui découlent des découvertes de ces quarante dernières années.

Seules les stations de récoltes des *Phagocata* (*Fontícola*) *vitta* ont été réduites aux quelques points où cette espèce a pu être identifiée avec certitude par mes soins ; pour la liste des nombreuses autres stations il convient de se reporter au texte (p. 30).

Au contraire j'ai signalé toutes les localitées connues pour les autre Planariidae et Dendrocoelidae hypogés récoltés en Europe, en les classant par pays et provinces géographiques. Cette liste débute par la France où les régions sont classées d'Ouest en Est et du Sud au Nord ; les pays suivent l'ordre alphabétique.

France

— *Département des Pyrénées-Atlantiques.*

*Grotte d'Oxibar	*D.* (*Amyadenium*) *brementi*
*Grotte supérieure d'Ainharp	*D.* (*Dendrocoelides*) *coiffaiti*

— *Département des Hautes-Pyrénées*

*Grotte de Bétharram	*D.* (*Amyadenium*) *beauchampi* et *Polycelis felina*
*Grotte de Montalibet	*Dendrocoelopsis beauchampi*
*Grotte de l'Église	*D.* (*Amyadenium*) *chattoni* et *P. felina*
*Galerie artificielle (vallée de l'Arize)	*Dendrocoelopsis chattoni*

— *Département de la Haute-Garonne*

*Grotte du Goueil-di-Her	*Plagnolia vandeli*
*Grotte de Riusec	*P. vandeli*

— *Département de l'Ariège*

*Sous-écoulement du Volp	*D.* (*Dendrocoelides*) *lescherae*
*Gouffre du Plagnol de la Plagne	*Plagnolia vandeli*
Gouffre du Sauvajou	*P. vandeli*
*Sous-écoulement du Nert	*P. vandeli* et *Atrioplanaria delamarei*
*Puits à Saint-Girons et Moulis	*P. vandeli*
*Sources temporaires à Campet et à Durban-sur-Arize	*A. delamarei*
*Grotte inférieure du Queire	*Polycelis felina*
*Ruisseau souterrain d'Aulot	*P. felina*
Gouffre des Caoujous	*D.* (*Dendrocoelides*) *tuzetae*

— *Département de l'Aude*

*Sources à Callong et Mathalis	*Dendrocoelum tuzetae*

Source : MNHN, Paris

— *Département des Pyrénées-Orientales*	
*Dans la Baillaury	*D.* (*Amyadenium*) *vandeli*
— *Département du Gers*	
Puits à Laucate	*D.* (*Dendrocoelides*) *barbei*
— *Département du Tarn-et-Garonne*	
*Grotte de Saint-Géry	*D.* (*Dendrocoelides*) *regnardi*
*Grotte de Gourgue de Saint-Antonin	*Dendrocoelum regnardi*
— *Département du Tarn*	
*Puits à Albi, Mascrabières et Villeneuve-sur-Vère	*D. regnardi*
*Grotte résurgence de Cabéou	*D. regnardi*
— *Département de l'Ardèche*	
Grotte des Huguenots	*P.* (*Fonticola*) *vitta*
— *Département de la Drôme*	
Grotte du Brudour	*Crenobia alpina*
— *Département de l'Isère*	
Grotte de la Balme	*Atrioplanaria notadena* et *D.* (*Eudendrocoelum*) *gineti*
Résurgence de la Goule noire	*D. gineti* et *C. alpina*
Grotte de Gournier	*C. alpina*
— *Département de la Savoie*	
Source captée à Aix-les-Bains	*A. notadena*
Grotte du Guiers vif	*Dendrocoelum gineti* et *Crenobia alpina*
— *Département de l'Ain*	
Source de la Lavanche	*Dendrocoelum* ?
— *Département de la Saône-et-Loire*	
Puits à la Clayette	*D.* (*Amyadenium*) *garmieri*
Nappe alluviale de la Seille, à Louhans	*Phagocata vitta*
— *Département du Jura*	
Grotte de Cernois	*D.* (*Eudendrocoelum*) *sollaudi*
Grotte des Foules	*Dendrocoelum sollaudi*
Résurgence du Bief noir	*Crenobia alpina*
— *Département de la Côte-d'Or*	
Puits à Dijon	*Miodendrocoelum parisi*
Puits à Sainte-Sabine, Saint-Seine-l'Abbaye	*D.* (*Dendrocoelides*) *collini*
Sources à Lamargelle et Cestres	*Dendrocoelum collini*
Puits à Blaisy-Haut, au Charmoy	*D. collini*
— *Département de la Haute-Saône*	
*Captage en forêt de Cherlieu	*Dendrocoelum* ?
Sources à Servance et le Menisot	*D.* (*Eudendrocoelum*) *remyi*

Source : MNHN, Paris

— *Département de la Haute-Marne*

Dans l'Aujon à Chateauvillain	*Dendrocoelum remyi*
Source près de Langres	*Dendrocoelum collini*

— *Département de la Marne*

Sources de la Moivre, de l'Auve, à Somme-Py, Coole, Somme-Sous et Soudé Sainte-Croix	*D. collini*
Sources aux Sommes et à Vesle	*P.* (*Fonticola*) *bosniaca*

— *Département de la Meuse*

Dans l'Ornain, à Bar-le-Duc	*D. collini*

— *Département de la Meurthe-et-Moselle*

Sources à Saint-Nicolas-de-Port	*D. remyi* et *Phagocata albissima*

— *Département du Haut-Rhin*

Sources à Neuweg, Blotzheim et Saint-Louis	*D.* (*Polycladodes*) *album*
Source à Massevaux	*D.* (*Dendrocoelum*) *infernale*

— *Département du Bas-Rhin*

Puits à Graffenstaden	*D.* (*Bolbodendrocoelum*) *agile*
Dans l'Ill, près de Strasbourg	*Dendrocoelum album*
Dans la Bruche, près d'Entzheim	*Atrioplanaria notadena* et *Phagocata vitta*
Flaque en forêt de Neuhof, Strasbourg	*A. notadena*

— *Département de la Moselle*

Galerie de mine, à Moyeuvre-la-Grande	*Dendrocoelum collini*
Source dans le bois de Gondrexange	*Phagocata albissima*

Allemagne

— *Hanovre*

Nappe phréatique des rivières Weser et Leine	*Dendrocoelum boettgeri*

— *Thuringe, Vogtland, Erzgebirge*

Eaux souterraines de l'Elbe	*D.* (*Dendrocoelides*) *mrazeki*
Sources au Sud de Karl Marx Stadt	*D. mrazeki* et *D.* (*eudendrocoelum*) *bohemicum*
Source près de Plauen	*D. mrazeki*
Source de Vapenka	*Deudrocoelum bohemicum*

— *Harz*

Galerie de mine de Grumbach	*Rectocephala schneideri*

— *Wurtemberg*

Falkensteinerhöhle	*D.* (*Dendrocoelides*) *cavaticum*
Sophienhöhle et Harleshöhle	*Dendrocoelum cavaticum*
Sources de l'Alb	*D. cavaticum*

Autriche

— *Basse Autriche*

Lac inférieur de Lunz	*Dendrocoelum mrazeki*

Source : MNHN, Paris

— *Styrie*

Sources aux environs de Gratz	*Atrioplanaria racovitzai*
Nombreuses sources	*Phagocata paravitta* et *Phagocata leptophallus*

— *Carinthie*

Sources et alluvions de la Drave	*Dendrocoelum album*

BELGIQUE

— *Province de Namur*

Grotte de Han-sur-Lesse	*Phagocata vitta*

— *Province de Liège*

Puits à Hermalle-s/Argenteau	*Dendrocoelum collini*
Source de Ramioul	*Dendrocoelum remyi*

BULGARIE

Sofia	*Phagocata illyrica*

DANEMARK

Lac Esrom	*Dendrocoelopsis spinosipenis* et *Phagocata albissima*

ESPAGNE

— *Province d'Alava*

Grotte del Manantial de Gorbea	*Crenobia anophthalma* ?

— *Province d'Huesca*

Grotte de Bujaruelo	*Dendrocoelopsis brementi*

— *Province de Madrid*

Nappe alluviale du Hénares, à Guadalajara	*Atrioplanaria racovitzai*

GRÈCE

— *Corinthie*	*Phagocata ochridana*
— *Iles Ioniennes*	
Corfou, Céphalonie	*Phagocata olivacea*
	Dendrocoelum nausicaae

HONGRIE

— *Monts Mecsek hegyseg*

Grotte Kölyak, près de Pecs	*D. mrazeki pannonicum*

Source : MNHN, Paris

— *Lac Balaton*

Sources et puits au nord du lac, à Kövagoörs	*D.* (*Dendrocoelides*) *hankoi*
Sources près de Vaszoly	*Dendrocoelum album*

ITALIE

— *Ligurie*

Grotte Cavassola	*Dendrocoelum beauchampi*
Grotte Tana di Spettari	*Polycelis benazzii*

— *Lombardie*

Grotte Buco del Budrio	*D.* (*Dendrocoelides*) *italicum*
Grotte Buco del Fus et Bus dei Osei	*Polycelis felina*

— *Vénétie*

Grotte de Villanova	*Dendrocoelum collini*
Embouchure du Tagliamento	*Dendrocoelum album*

— *Sardaigne*

Ruisseau temporaire, à Sassari	*Atrioplanaria* sp.

GRAND-DUCHÉ DE LUXEMBOURG

— Source captée à Hautbellain	*D.* (*Eudendrocoelum*) *hussoni*
— Galerie de mine à Esch-sur-Alzette	*D.* (*Dendrocoelides*) *warnimonti*
— Mines d'Allerborn	*Phagocata vitta*

POLOGNE

— *Tatra*

Zakopane	*Dendrocoelum cavaticum*

— *Carpathes*

Sources du massif Gargany	*D.* (*Dendrocoelides*) *carpathicum*

ROUMANIE

— *Dobroudja*

*Puits à Gura Dobrogei	*D.* (*Dendrocoelides*) *polymorphum*
*Puits à Agigea	*Dendrocoelum polymorphum*
*Puits à Doi Mai	*D. polymorphum*
Puits à Babadag	*D.* (*Dendrocoelides*) *chappuisi*
Nombreuses sources	*Dendrocoelum album*

— *Valachie orientale*

Puits des environs de Bucarest	*D.* (*Palaeodendrocoelum*) *geticum*

— *Olténie*

*Grotte de la Mănăstirea Tismana	*D.* (*Dendrocoelides*) *tismanae*
*Grotte de la Tihomir	*D.* (*Dendrocoelides*) *stenophallus*
*Grotte nº 2 din Sohodoalele Mici	*Dendrocoelum stenaphallus*
*Grotte P. Lazului	*D.* (*Dendrocoelides*) *racovitzai*

Source : MNHN, Paris

— *Banat*	
*Grotte Lui Dutu	*D. (Dendrocoelides) orghidani*
*Grotte Mârghitas	*D. (Eudendrocoelum) botosaneanui*
*Grotte Ponor-Plopa	*Dendrocoelum botosaneanui*
*Résurgence Stirmine	*D. (Dendrocoelides) banaticum*
*Source du ruisseau Sereniak	*D. (Dendrocoelides) atriostrictum*
*Source Ogasul Ulmului	*D. (Dendrocoelides) debeauchampianum*
*Dans le Danube, aux Portes de Fer	*D. (Palaeodendrocoelum) romanodanubialis*
— *Transylvanie*	
Puits à Cluj	*D. (Dendrocoelides) clujanum*
Bassin de l'Arges	*D. (Polycladodes) affine*
Résurgence Urlatoarea	*Dendrocoelum alexandrinae*
Grotte de la Parospestere	*D. (Dendrocoelides) sphaerophallus*
Dans le torrent Tufa, près de la Sinaïa, et les tributaires de la Prahova	*D. (Polycladodes) voinovi*
— *Bihar*	
Source Crisului negru	*Atrioplanaria racovitzai*
Grotte Tărtăroaei	*A. racovitzai*
Grotte Coliboaia	*A. racovitzai*
Grotte Ferice	*A. racovitzai*
Grotte Portile Biharului	*D. (Apodendrocoelum) brachyphallus*
Grotte de la Varnita	*Dendrocoelum brachyphallus*
Source de la groapa Herculi	*D. brachyphallus*
Source de la Valău	*D. (Apodendrocoelum) lipophallus*

SUÈDE

— Lac Ivosjon	*Dendrocoelopsis spinosipenis*

SUISSE

— *Canton de Bâle*	
Sources à Muttenz	*D. (Dendrocoelum) infernale*
	Dendrocoelum album
— *Canton de Berne*	
Beatenhöhle	*Dendrocoelum infernale*
Eaux profondes du Lac Oeschinen	*D. infernale*
Source Goldbrünn	*D. infernale*
— *Canton de Schwyz*	
Hölloch	*D. infernale*
Lauiloch	*D. infernale*
— *Canton de Saint-Gall*	
Kristalhöhle	*D. infernale*

TCHÉCOSLOVAQUIE

— *Bohême*	
Sources des environs de Prague	*Dendrocoelum mrazeki*
Puits et sources des environs de Prague	*Dendrocoelum cavaticum*
Dans le ruisseau de Zahorany	*D. (Polycladodes) caecum* et *D. mrazeki*

Source : MNHN, Paris

— *Moravie*	
Nombreuses sources	*Dendrocoelum album*
— *Carpathes Orientales*	
Source de la Tissa	*Dendrocoelum carpathicum*

YOUGOSLAVIE

— *Slovénie*	
Grotte Crna Jama	*Dendrocoelum tubuliferum*, *D. lacteum* et *Phagocata ochridana*
Grotte de Podpec	*D.* (*Dendrocoelides*) *spelaeum*
Grotte de Planina	*Dendrocoelum album*
Grotte Dimnice	*Atrioplanaria racovitzai*
Grotte Godobovska	*Atrioplanaria opisthogona*
Grottes et source près de Kocevje	*Phagocata bosniaca*
Puits à Domzale	*D.* (*Dendrocoelides*) *abditum*
Puits à Maribor	*D.* (*Apodendrocoelum*) *puteale*
Sources près de Ljubljana	*D. album*, *Phagocata bosniaca* et *Dendrocoelopeis spinosipenis*
— *Croatie*	
Grotte Medjvjedica	*D.* (*Eudendrocoelum*) *subterraneum*
— *Dalmatie*	
Grotte Golubiaka	*Dugesia absoloni*
Nombreuses sources	*Crenobia anaphthalma*
Source Kosinac	*Phagocata ochridana*
— *Bosnie-Herzégovine*	
Source de la Bosna	*Phagocata bosniaca* et *Crenobia montenigrina*
Source de la Trebinjisca	*D.* (*Neodendrocoelum*) *nausicae* et *D.* (*Dendrocoelides*) *kenki*
Nombreuses sources	*C. anaphthalma*
Sources de Rijeka du Cernicko Polje	*D.* (*Neodendrocoelum*) *plesiophthalmum* et *Phagocata albissima*
Source Gora Voda (Monts Zlatibor)	*D.* (*Eudendrocoelum*) *parvioculatum*
— *Montenegro*	
Source à Negusi	*Crenobia anaphthalma*
— *Macédoine*	
Nombreuses sources	*Phagocata illyrica*
Lac d'Ohrid et sources voisines	*P. maculata* ; *P. undulata* ; *P. ochridana* ; *Dendrocoelum* (*Neodendrocoelum*) *adenodactylosum* ; *D. maculatum* ; *D. lychnidicum* ; *D. sancti-naumi* ; *D. komareki* ; *D. lacustre* ; *D. ohridense* ; *D. jablanicense* ; *D. cruciferum* ; *D. magnum* ; *D. nausicae*.
Lac de Prespa	*D. adenodactylosum* ; *D. prespense*.

Source : MNHN, Paris

INDEX III

MESURES DE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE; TABLEAUX NUMÉRIQUES

TABLEAU I. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal.*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Polycelis felina à 14°C (méthode chimique)					
1	0,670	0,670	6,1	0,910	0,149
2,3	0,890	0,383	6,2	1,320	0,211
3	1,188	0,470	6,4	1,225	0,170
3	0,700	0,230	6,5	1,295	0,197
3,1	0,717	0,220	6,9	0,964	0,139
3,4	0,751	0,210	7	1,232	0,176
3,7	0,921	0,240	7,2	1,577	0,219
3,9	1,188	0,300	7,4	2,151	0,297
4	0,848	0,200	7,5	1,277	0,168
4,5	1,312	0,280	8	1,262	0,157
4,7	0,720	0,176	8,4	2,426	0,285
4,9	0,864	0,176	9	1,053	0,110
5	0,890	0,169	9,5	2,453	0,250
5,3	1,681	0,310	9,8	1,680	0,170
5,4	1,104	0,200	10,1	2,092	0,200
5,5	1,440	0,226	11,6	1,676	0,144
5,5	1,254	0,220	15,3	1,681	0,109
5,9	1,466	0,240	17,6	1,680	0,095
6	0,894	0,149			
Polycelis felina à 9°C (méthode chimique)					
4	0,960	0,240	6,6	0,858	0,130
5	0,750	0,150	6,9	0,759	0,110
6	0,858	0,143	7,2	0,936	0,130
6,2	0,930	0,150	10	1,900	0,190

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II. — *Consommation d'oxygène (exprimée en µl) par individu en fonction du temps : Polycelis felina.*

Temps \ Lots	I	II	III	IV
1ère heure	9,420	3,140	4,710	2,355
2e "	1,570	1,570	1,570	0,785
3e "	0,785	0,785	0,140	1,570
4e "	0	0,785	1,570	0,785
5e "	0	0	0,785	1,570
6e "	2,355	1,570	2,355	0,785
7e "	0,785	1,570		
8e "	0,785	2,355		
9e "	4,710	2,355		
10e "	1,570	2,355		
11e "	0,785	2,355		

TABLEAU III. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal : Polycelis felina à 14°C (méthode manométrique).*

Poids en mg	Durée en heures	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
4,3	6	1,308	0,304
6,5	6	2,355	0,362
7,3	11	1,712	0,234
11	11	2,069	0,188

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal.*

Poids en mg	Durée en heures	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Dugesia tigrina à 9°C (méthode chimique)			
1,5	64	0,880	0,587
1,7	48	0,268	0,158
3,5	64	0,388	0,111
Dugesia tigrina à 11°C (méthode manométrique)			
1,03	11	0,214	0,207
1,03	9	0,392	0,381
1,03	21	0,355	0,344
6,05	21	0,728	0,120
6,6	11	1,641	0,248
Dugesia gonocephala à 14°C (méthode manométrique)			
11,9	6	4,317	0,362
14,4	6	4,840	0,336

Source : MNHN, Paris

TABLEAU V. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal :* Dendrocoelum lacteum, *à 14°C.*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
7,7	1,694	0,220
14,2	1,562	0,110
14,8	1,924	0,130
15,3	1,683	0,110
16,6	2,656	0,160
19,3	1,930	0,100
25,1	1,757	0,070

TABLEAU VI. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal.*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Plagnolia vandeli à 9°C (Plagnol, méthode chimique)					
2,8	0,253	0,080	7,6	0,130	0,017
3,5	0,306	0,080	7,8	0,199	0,025
3,5	0,165	0,048	8,4	0,240	0,028
4,5	0,254	0,056	8,5	0,125	0,014
5,1	0,151	0,029	8,8	0,205	0,023
6	0,086	0,014	8,8	0,135	0,015
6,7	0,194	0,020	10	0,215	0,021
6,8	0,375	0,055	12	0,176	0,014

Source : MNHN, Paris

Tableau VI *(suite)*.

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Plagnolia vandeli à 9°C (Nert, méthode chimique)					
2,9	0,255	0,088	6	0,078	0,013
4,9	0,338	0,069	6,2	0,068	0,011
5,2	0,135	0,026	7	0,098	0,014
5,9	0,336	0,057	8,2	0,123	0,015
Plagnolia vandeli à 14°C (Plagnol, méthode chimique)					
4,3	0,172	0,040	6	0,120	0,020
4,5	0,216	0,048	7,9	0,237	0,030
4,8	0,105	0,022	8,4	0,184	0,022
5,5	0,209	0,038	8,5	0,501	0,059
5,7	0,273	0,048	8,7	0,174	0,020
Plagnolia vandeli à 14°C (Plagnol, méthode manométrique)					
1	0,076	0,076	5,7	0,273	0,048
3	0,168	0,055	6	0,096	0,015
3	0,199	0,065	6	0,069	0,010
3,1	0,160	0,051	7	0,168	0,023
3,2	0,120	0,035	7,1	0,076	0,010

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal.*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Atrioplanaria delamarei à 9°C (méthode chimique)					
0,4	0,234	0,585	1,2	0,126	0,105
0,5	0,130	0,260	1,5	0,133	0,089
0,8	0,082	0,103	3,1	0,421	0,136
0,9	0,135	0,150	3,3	0,122	0,037
1	0,116	0,116	4	0,188	0,047
1,1	0,110	0,100	4,1	0,344	0,084
Phagocata vitta à 9°C (méthode chimique)					
3	0,510	0,170	6	0,432	0,072
3,2	0,704	0,220	6,2	0,868	0,140
5,5	0,649	0,118			

Atrioplanaria delamarei à 14°C (méthode manométrique)

Poids en mg	Durée	Consom. O_2 ul/h/ind.	I.R.
1,1	11	0,499	0,440
2,6	11	0,355	0,173
3,26	6	0,697	0,213
4,85	6	1,504	0,310

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VIII. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de l'animal.*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Dendrocoelopsis (Amyadenium) chattoni à 9°C (méthode chimique)					
14,1	0,550	0,039	21,3	0,518	0,024
14,6	0,263	0,018	22,6	0,318	0,014
15,3	0,628	0,041	22,8	0,615	0,027
16,4	1,140	0,031	24,5	0,196	0,080
17,5	0,405	0,023	28,1	1,293	0,046
18,2	0,200	0,011	28,9	1,099	0,038
20,9	0,530	0,025	32,4	0,811	0,025
20,9	1,256	0,060	54	1,135	0,021
21,3	0,917	0,043			

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IX. — *Consommation d'oxygène (exprimée en µl) par animal en fonction du poids :* D. chattoni.

Poids en mg	Durée en heure	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
28,1	11	2,426	0,086
43,21	9	1,875	0,043
43,21	11	3,282	0,075
47,5	10	2,276	0,047
53,3	10	3,218	0,060
56,7	8	3,238	0,057
57,3	8	1,747	0,047
57,54	9	1,482	0,025
57,54	11	2,355	0,040
59,4	11	4,410	0,079

Temps \ Lots	I	II	III	IV
1ère heure	3,925	2,355	3,925	3,140
2e "	3,140	2,355	2,355	0,785
3e "	3,925	2,355	1,570	2,355
4e "	0,785	3,140	1,570	6,280
5e "	4,710	3,140	3,140	3,140
6e "	3,925	3,140	5,495	1,570
7e "	1,570	0,785	2,355	2,355
8e "	3,925	0,785	5,495	2,355
9e "	1,570	2,355		
10e "	4,710	2,355		

Source : MNHN, Paris

TABLEAU X. — *Mesures du métabolisme respiratoire compte tenu du poids de quelques* Dendrocoelum *hypogé (méthode chimique).*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Dendrocoelum tuzetae à 9°C					
6	0,570	0,095	13,5	0,553	0,041
7,5	0,540	0,072	15,1	0,709	0,047
10,3	0,319	0,031	16,7	1,135	0,068
11,4	0,285	0,025	17	0,765	0,045
11,7	0,620	0,053	17,5	0,490	0,028
Dendrocoelum regnardi à 9°C					
5,7	0,729	0,128	40,8	1,754	0,043
28	1,876	0,067	41	0,779	0,019
32	1,344	0,042	41,5	1,079	0,026
36,2	1,267	0,035	47,3	0,804	0,017
39	1,755	0,045	52,3	0,575	0,011
Dendrocoelum album à 9°C					
35,5	1,953	0,055	52	2,652	0,051
46,7	1,962	0,042	53	2,544	0,048

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XI. — *Mesures du métabolisme respiratoire, compte tenu du poids de* Dendrocoelum tuzetae *(méthode manométrique) à 14°C.*

Poids en mg	Durée en heures	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
10,5	8	0,687	0,065
10,8	8	1,276	0,098
11	12	0,394	0,035
11,4	8	0,984	0,008
12,7	12	0,656	0,051
15	10	1,178	0,078

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XII. — *Mesures du métabolisme respiratoire de Triclades soumis à un éclairement.*

Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Plagnolia vandeli à 14°C (méthode manométrique)					
6,5	0,507	0,078	10,1	0,470	0,046
8,5	0,940	0,110	11,1	0,235	0,021
8,6	0,706	0,082	11,4	0,400	0,034
9	0,882	0,098	12,3	0,785	0,062
9,2	0,828	0,090	12,6	0,530	0,042
D. (Amyadenium) chattoni à 14°C (méthode manométrique)					
24	1,900	0,078	41,8	2,845	0,068
31,3	2,276	0,072	48,5	3,210	0,066
35	2,470	0,070	51	3,065	0,060

Consommation O_2 en µl/h/individu

Temps \ Espèce	Plagnolia vandeli	D. (Amyadenium) chattoni
1ère heure	3,925	3,140
2e "	2,355	0,785
3e "		1,570
4e "		2,355
5e "		1,570
6e "		3,140
7e "		3,925
8e "	0,785	0,785
9e "	0,785	0,785
10e "		0,785

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XIII. — *Mesures du métabolisme respiratoire de fragments de* Plagnolia vandeli *en régénération, à 14°C, compte tenu du poids de l'animal.*

Poids en mg (fragment ant.)	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.	Poids en mg (fragment post.)	Consom. O_2 µl/h/ind.	I.R.
Mesures effectuées après amputation (méthode chimique)					
0,8	0,140	0,170	0,9	0,083	0,092
1,1	0,155	0,140	1,4	0,133	0,095
2,3	0,165	0,070	2,6	0,220	0,083
4,5	0,226	0,049	3,2	0,246	0,077
5,1	0,102	0,020	4	0,090	0,020
6,2	0,188	0,030	5,7	0,050	0,008
7,5	0,113	0,015	5,9	0,060	0,010
7,7	0,130	0,017	7,8	0,150	0,019
9,2	0,086	0,009	10,3	0,145	0,014
Mesures effectuées un mois après amputation (méthode manométrique)					
0,9	0,080	0,088	1,6	0,148	0,090
1,5	0,105	0,069	3,2	0,155	0,048
5	0,211	0,042	4,5	0,138	0,030
7,3	0,078	0,010	10	0,410	0,041

Source : MNHN, Paris

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Abeloos (M.), 1929. — Les facteurs déterminant la ponte des cocons chez *Planaria gonocephala* Dugès. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 54, pp. 291-296.

—— 1930. — Recherches expérimentales sur la croissance et la régénération chez les Planaires. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 64, pp. 1-140.

Aeppli (E.), 1951. — Die Chromosomenverhältnisse bei *Dendrocoelum infernale* (Steinmann). *Rev. suisse Zool.*, 58, pp. 511-518.

Alause (P.), 1968. — Contribution à l'écologie des Planaires d'eaux courantes : observations en Languedoc méditerranéen, le facteur acidité carbonique. *Thèse Doc. Sci. nat. Montpellier, Arch. Centre Document. C.N.R.S.*, n° 2249, 2 vol. In-4° — I, 550 p., II, 179 p.

—— 1969. — Contribution à l'écologie des Planaires d'eaux courantes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 94, pp. 223-243.

An Der Lan (H.), 1941. — *Digonoporus macroposthia* n. g., n. sp., ein neuer paludicoler Tricladentypus. *Zool. Anz.*, 136, pp. 18-24.

—— 1955. — *Dendrocoelum boettgeri* n. sp., eine neue Triclade (Turbellaria) aus dem Grundwasser Westdeutschlands. *Zool. Anz.*, 154, pp. 249-253.

—— 1967. — Zur Turbellarien — Fauna des hyporheischen Interstitials. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 33, pp. 63-72.

Angelier (E.), 1953. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, pp. 37-161.

Arndt (W.), 1922. — Untersuchungen an Bachtricladen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Paludicolen Korsikas, Rumäniens und Sibiriens. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 120, pp. 98-146.

—— 1924. — Weitere Untersuchungen über die Verbreitung der Bachtricladen. *Arch. Hydrobiol.*, 15, pp. 237-249.

Baer (C. E. von), 1827. — Beiträge zur Kenntnis der niederen Tiere. 6. Ueber Planarien. *Nov. Act. Acad. Leop. Carol.*, Bonn, 13, pp. 690-762.

Balazs (A.) & Burg (M.), 1962. — Quantitative data to the changes of propagation according to age. I. Cocoons production of *Dugesia lugubris*. II. Fertility and number of embryos in *Dugesia lugubris*. *Acta biol. Acad. Sci. Hungar.*, 12, pp. 287-296 et 297-304.

Ball (I. R.), 1969 *a*. — *Dugesia lugubris* (Tricladida : Paludicola), a european immigrant into North American fresh waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26, pp. 221-228.

—— 1969 *b*. — An annotated checklist of the freshwater tricladida of the Nearctic and Neotropical regions. *Canad. J. Zool.*, 47, pp. 59-64.

Ball (I. R.), Reynoldson (T. B.) & Warwick (T.), 1969. — The taxonomy habitat and distribution of freshwater triclad *Planaria torva* (Platyhelminthes : Turbellaria) in Britain. *J. Zool. Lond.*, 157, pp. 99-123.

Barr (T. C. Jr.), 1968. — Cave ecology and evolution of troglobites. *In* Evolut. biology, 2 vol., Amsterdam, North Holland Publ., 2, pp. 35-102.

Barrouquère (G.), 1968. — Le palézoïque du Massif de l'Arize (Pyrénées ariégeoises). *Thèse de 3e cycle, Univ. Toulouse*, 231 p.

Beauchamp (P. de), 1919. — Diagnose préliminaires de Triclades obscuricoles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 44, pp. 243-251.

Source : MNHN, Paris

—— 1920. — Turbellariés et Hirudinées (1re série). Biospeologica XLIII. *Arch. Zool. exp. gén.*, 60, pp. 177-249.

—— 1924. — Sur une Planaire propre à la faune de l'Alsace (*Polycladodes alba* Steinmann). *Bull. Assoc. philom. Alsace Lorraine*, 6, pp. 314-319.

—— 1926 *a*. — *Dendrocoelum remyi*, n. sp., nouveau Triclade obscuricole. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 51, pp. 262-265.

—— 1926 *b*. — Sur les genres *Polycladodes* Steinmann et *Sorocelopsis* Komarek (Triclades). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 51, pp. 507-512.

—— 1928. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 1re. *Planaria racovitzoi*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 53, pp. 510-513.

—— 1929 *a*. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 2e. Les *Dendrocoelides* de Transylvanie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 54, pp. 20-28.

—— 1929 *b*. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 3e. *Miodendrocoelum parisi*. n. g., n. sp. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 54, pp. 87-90.

—— 1931 *a*. — Campagne spéologique de C. Bolivar et R. Jeannel dans l'Amérique du Nord (1928). Turbellariés Triclades. Biospeologica LVI. *Arch. Zool. exp. gén.*, 71, pp. 317-331.

—— 1931 *b*. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 4e. Essai d'une classification des Dendrocoelidae. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 55, pp. 155-163.

—— 1932. — Turbellariés, Hirudinées, Branchiobdellidés. 2e série. Biospeologica LVIII. *Arch. Zool. exp. gén.*, 73, pp. 113-380.

—— 1935 *a*. — Observations sur la Planaire *Fonticola vitta* (Dugès) en élevage. *C. R. Soc. Biol.*, 120, pp. 1286-1289.

—— 1935 *b*. — Observations sur les *Dendrocoelum* obscuricoles en élevages. *C. R. Soc. Biol.*, 120, pp. 1289-1290.

—— 1936 *a*. — Turbellariés Triclades. *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 12, pp. 1-3.

—— 1936 *b*. — A propos d'*Euplanaria cretica* Meixner. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 61, pp. 433-440.

—— 1937 *a*. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 5e et 6e. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 62, pp. 265-272.

—— 1937 *b*. — Turbellariés Triclades de Yougoslavie récoltés par MM. Remy et Hubault. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 62, pp. 351-365.

—— 1940. — Étude biospéologiques. XX. Triclades obscuricoles de Roumanie (Turbellaria). *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 16, pp. 1-5.

—— 1949. — Turbellariés (3e série). Biospeologica LXIX. *Arch. Zool. exp. gén.*, 86, pp. 50-65.

—— 1950. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 7e. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 75, pp. 65-70.

—— 1954. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. 8e et 9e. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 79, pp. 418-427.

—— 1955. — Nouvelles diagnoses de Triclades obscuricoles. X. *Polycelis benazzii* n. sp. dans une grotte de Ligurie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 80, pp. 119-124.

—— 1956. — Deux Dendrocoeles obscuricoles de la région pyrénéenne. *Notes biospéol.*, 11, pp. 133-140.

—— 1958. — *Phagocata armeniaca* (Komarek), Triclade Paludicole (récolte du Dr. K. Lindberg en Anatolie). *Kungl. Fysiog. Sällsk. i Lund Förhandl.*, 28, pp. 7-14.

—— 1959. — Triclades Paludicoles d'Afghanistan (Contribution à la faune d'Afghanistan). *Kungl. Fysiog. Sällsk. i Lund Förhandl.*, 29, pp. 27-43.

—— 1961 *a*. — Triclades Paludicoles d'Afghanistan (deuxième note). *Kungl. Fysiog. Sällsk. i Lund Förhandl.*, 31, pp. 77-85.

—— 1961 *b*. — Généralités sur les Plathelminthes. Classe des Turbellariés. *In* Traité de Zoologie, Paris, Masson, 4, pp. 23-212 et 887-890.

—— 1971. Précisions sur quelques *Dendrocoelum* obscuricoles. *Ann. Spéléol.*, 26, pp. 173-180.

Beauchamp (P. de) & Gourbault (N.), 1964. — *Plagnolia vandeli* n. g., n. sp., Turbellarié Triclade obscuricole. *Ann. Spéléol.*, 19, pp. 487-492.

—— 1967. — Une nouvelle espèce française, obscuricole, du genre *Geocentrophora* de Man. Contribution à l'étude des Prorhynchidés (Turbellariés, Périlécitophores). *Ann. Spéléol.*, 22, pp. 311-320.

Beauchamp (R. S. A.), 1932. — Some ecological factors and their influence on competition between stream and lake-living triclads. *J. anim. Ecol.*, 1, pp. 175-190.

Source : MNHN, Paris

—— 1933. — Rheotaxis in *Planaria alpina*. *J. exp. Biol.*, 10, pp. 113-129.

Beauchamp (R. S. A.) & Ullyott (P.), 1932. — Competitive relationships between certain species of freshwater triclads. *J. Ecol.*, 20, pp. 200-208.

Becker (C.), 1960. — Zur geographischen Verbreitung und Ökologie der tricladen Turbellarien in Würtemburg. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Würtemberg*, Stuttgart, 115, pp. 267-305.

Benazzi (M.), 1938. — Tricladi Paludicoli della Sardegna. *Arch. Zool. it.*, 25, pp. 85-94.

—— 1942. — Ulteriori osservazioni su una *Fonticola* (*Atrioplanaria* sec. de Beauchamp) della Sardegna. *Boll. Zool.*, Torino, 13, pp. 28-34.

—— 1961. — Les Planaires des îles Tyrrhéniennes et leur différenciation raciale, cytologique et génétique. *In* Peuplement Iles Méditer., Probl. Insul. Banyuls/mer, 1959. Paris, Colloq. internat. C.N.R.S., n° 94, pp. 103-112.

—— 1963. — Genetics of reproductive mechanisms and chromosome behavior in some freshwater triclads. *In* The lower metazoa. Berkeley, Univ. California Press, pp. 405-422.

Berg (K.), 1938. — Studies of the bottom animals of Esrom lake. *Mém. Acad. roy. Sci. Lett. Danemark*, 9e sér. 8, 255 p.

—— 1948. — Biological studies on the River Susaa. *Fol. Limnol. Scand.*, København, 4, 318 p.

Bergendal (D.), 1890. — Studien über nordische Turbellarien und Nemertinen. *Öfv. Vet. Akad. Förh.*, Stockholm, 6, pp. 323-328.

Berninger (J.), 1911. — Über die Einwirkung des Hungers auf Planarien. *Zool. Jahrb., Abt. Zool. Phys.*, 30, pp. 181-216.

Bertarelli (L. V.) & Bruggan (E.), 1926. — Duemila grotte. Milano, *Touring club italiano*, 494 p., 1 vol.

Berthélémy (C.), 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 2, pp. 227-458.

Biospéologica II — Voir Jeannel et Racovitza, 1907.

—— VI — Voir Jeannel et Racovitza, 1908.

—— XV — Voir Jeannel et Racovitza, 1910.

—— XXIV — Voir Jeannel et Racovitza, 1912.

—— XXXIII — Voir Jeannel et Racovitza, 1914.

—— XXXIX — Voir Jeannel et Racovitza, 1918.

—— LIV — Voir Jeannel et Racovitza, 1929.

—— LXXII — Voir Chappuis et Jeannel, 1951.

—— LXXVII — Voir Coiffait, 1959.

Bräsing (L.), 1953. — Experimentelle Untersuchungen über den Umfang der oekologischen und physiologischen Toleranz von *Planaria alpina* Dana und *P. gonocephala* Dugès. *Zool. Jahrb., Abt. Zool. Phys.*, 64, pp. 112-152.

Börmig (L.), 1909. — Turbellaria. Strudelwürmer. II. Tricladida. *Süsswasserfauna Deutschlands*, Iena, 19, In 8°, 119 p.

Borelli (A.), 1905. — Sulla presenza della *Planaria alpina* e della *Polycelis cornuta* nei Pirenei. *Boll. Zool. Anat. comp. Torino*, 20, pp. 1-4.

Bornhäuser (K.), 1913. — Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. Suppl.* Leipzig, 1912, 4, pp. 1-90.

Botoşaneanu (L.), 1970. — Documents pour la connaissance de la faune aquatique souterraine des Monts du Banat (Roumanie). *In* Livre du Centenaire E. Racovitza, 1 vol., Bucarest, Acad. Rép. soc. Roumanie, pp. 247-255.

Bou (C.), 1968. — Faune souterraine du Sud-Ouest du Massif Central. II — Contribution à la connaissance de la faune des eaux souterraines de l'Albigeois. *Ann. Spéléol.*, 23, pp. 441-473.

Bou (C.) et Rouch (R.), 1967. — Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 265, pp. 369-370.

Source : MNHN, Paris

Bouillon (M.), 1964. — Contribution à l'étude écologique des Amphipodes du genre *Niphargus* dans les Pyrénées Centrales. *Ann. Spéléol.*, 19, 3, pp. 537-551 et 4, pp. 813-818.

Bournaud (M.), 1963. — Le courant, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique. *Hydrobiologia*, 21, pp. 125-165.

Brøndsted (H. V.), 1969. — Planarian regeneration. Internat. ser. Monographs in pure and applied Biology, Zoology, 42, 1 vol., Oxford, Pergamon Press, 276 p.

Burbanck (W. D.), Edwards (J. P.) & Burbanck (M. P.), 1948. — Toleration of lowered oxygen tension by cave and stream Crayfish. *Ecology*, 29, pp. 360-367.

Burr (A.), 1912. — Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süsswassertricladen. *Zool. Jahrb., Abt. System.*, 6, pp. 595-636.

Carpenter (J.), 1969. — A new planarian from Utah, *Phagocata crenophila* n. sp. (Turbellaria, Tricladida). *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 88, pp. 274-281.

Carpenter (K.), 1928. — On the distribution of freshwater Turbellaria in the Aberystroy district, with special reference to two ice-age relicts. *J. Ecol.*, 16, pp. 105-122.

Castany (G.), 1963. — Traité pratique des eaux souterraines. 1 vol., Paris, Dunod, 657 p.

Chappuis (P. A.), 1942. — Eine neue Methode zur Untersuchung der Grundwasserfauna. *Acta Sci. Math. Natur.*, Kolozsvar, 6, pp. 3-7.

—— 1950. — La récolte de la faune souterraine. *Notes biospéol.*, 5, pp. 7-35.

Chappuis (P. A.) & Jeannel (R.), 1951. — Énumération des grottes visitées, 1927-1949 (8e série). Biospeologica LXXII. *Arch. Zool. exp. gén.*, 88, pp. 81-230.

Chichkoff (G.), 1903. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy. *Arch. Zool. exp. gén.*, 1, pp. 401-409.

—— 1905. — Bjeljeskipe namjereite do sega sladkovodni — Tricladidae v Bulgaria. *Ann. Univ. Sofia*, 2, pp. 68-82.

—— 1924. — Sur quelques espèces de Triclades d'eau douce de Bulgarie. *Ann. Univ. Sofia*, 20, pp. 113-119.

Child (C. M.), 1919 *a*. — A comparative study of carbon dioxide production during starvation in *Planaria*. *Amer. J. Physiol.*, 48, pp. 231-257.

—— 1919 *b*. — The effect of cyanides on carbon dioxide production and on susceptibility to lack of oxygen in *Planaria dorotocephala*. *Amer. J. Physiol.*, 48, pp. 372-396.

—— 1919 *c*. — Susceptibility to lack of oxygen during starvation in *Planaria*. *Amer. J. Physiol.*, 48, pp. 403-419.

—— 1941. — Patterns and problems of development. 1 vol., Chicago, The University of Chicago Press., In 8°, 811 p.

Chilton (C.), 1894. — The subterranean Crustacea of New-Zealand, with some general remarks on the fauna of caves and wells. *Trans. linn. Soc. London*, 6, pp. 163-284.

Chodorowski (A.), 1962. — Sur les problèmes écologiques de la faune aquatique hypogée. *Speluncа, Mém.*, nº 2, pp. 71-75.

Chodorowski (A.) & Alančič (M.), 1969. — Études expérimentales sur les niches écologiques de quelques cavernicoles aquatiques de Yougoslavie. *Actes IVe Congrès int. Spéléol.*, 4-5, pp. 41-48.

Codreanu (R.), 1929. — *Polycladodes voinovi*, n. sp., nouveau Triclade obscuricole de Roumanie. *C. R. Soc. Biol.*, 101, pp. 963-965.

—— 1943. — *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *clujanum* n. sp. Nouveau Triclade souterrain de Transylvanie. *Anal. Acad. romane, Memor. Sect. stiint.*, ser. 3, 18, pp. 1-24.

—— 1949. — Sur un nouveau Triclade oculé du défilé du Danube : *Palaeodendrocoelum romanodanubialis* n. g., n. sp. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 83, pp. 284-287.

—— 1950. — O noua Triclada epigee relicta din Defileul Dunarii : *Palaeodendrocoelum danubialis*, n. g., n. sp. *Anal. Acad. Republ. popul. romane*, 3, 16, pp. 1-44.

—— 1956. — Raspindirea unei Planarii polifaringiene in Carpatii Sudici : la dispersion d'une Planaire polypharyngée (*Crenobia alpina montenigrina* Mrazek 1903) dans les Carpathes méridionales. *Anal. Inst. Cerc. pisc.*, Roumanie, 1, pp. 385-399.

Source : MNHN, Paris

Codreanu (R.) & Balcesco (D.), 1967 *a*. — Sur trois *Dendrocoelides* aveugles nouveaux des sources du Banat (Roumanie). *Rev. roum. Biol., Zool.*, 12, pp. 287-294.

—— 1967 *b*. — Sur les rapports entre les sous-genres *Paradendrocoelum* Kenk 1930 et *Dendrocoelides* de Beauchamp 1949 d'après les espèces obscuricoles du Banat et d'Olténie. *Rev. roum. Biol., Zool.*, 12, pp. 337-349.

—— 1967 *c*. — Sur deux nouveaux *Dendrocoeles* hypogés de Roumanie et certains effets de néoténie. *Arch. roum. Path. exp. Microbiol.*, 46, pp. 843-852.

—— 1968. — Révision et mise en synonymie de quelques Dendrocoelides obscuricoles nouvellement décrits de Roumanie. *Rev. roum. Biol., Zool.*, 13, pp. 145-149.

—— 1970. — Répartition des *Dendrocoelides* anophthalmes dans les Carpathes de courbure et dans la plaine roumaine. *In* Livre du Centenaire E. Racovitza, Bucarest, Acad. Rép. soc. Roumanie, pp. 239-246.

Coiffait (H.), 1959. — Énumération des grottes visitées 1950-1957 (9e série). Biospeologica LXXVII. *Arch. Zool. exp. gén.*, 97, pp. 209-405.

Coineau (N.), 1971. — Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. *Mém. Mus. Hist. nat.*, série A, Paris, 64, 170 p.

Colin (J.), 1964. — Essai de recensement de la faune cavernicole du Haut-Jura. *Sous le Plancher*, Dijon, 3, pp. 2-11.

—— 1969. — Recensement de la faune cavernicole du Haut-Jura (1er complément). *Sous le Plancher*, Dijon, 8, pp. 67-88.

Cuénot (L.), 1932. — La genèse des espèces animales (3e édit.). 1 vol., Paris, F. Alcan, in-8°, 822 p.

Curtis (W. C.), 1902. — The life history, the normal fission and reproductive organs of *Planaria maculata*. *Proc. Boston. Soc. nat. Hist.*, 30, pp. 515-559.

Cvijic (J.), 1918. — Hydrographie souterraine et évolution morphologique du karst. *Rec. Trav. Inst. Géogr. alpine*, Grenoble, 6, pp. 1-56.

Dahm (A. G.), 1958. — Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae. 1 vol., Malmö, (Nya Litografen), 241 p.

—— 1960. — *Dendrocoelopsis spinosipenis* (Kenk) from Yugoslavia and Sweden, and *Digonoporus macroposthia* An der Lan (Turbellaria, Tricladida Paludicola). *Lunds Univ. Årsskr.* n. f. Avd. 2, 56, p. 1-39.

—— 1961. — Cytotaxonomical analyses of four *Dendrocoelum* species (Turbellaria, Tricladida Paludicola). *Lunds Univ. Årsskr.* n. f. Avd. 2, 57, pp. 1-44.

—— 1964. — The taxonomic relationships of the European species of *Phagocata* based on karyological evidence. *Arkiv. Zool.*, sér. 2, 16, pp. 481-509.

—— 1967. — Tricladida et Temnocephalida. *In* Limnofauna Europaea. Stuttgart, G. Fischer Verlag., 1 vol., pp. 14-17.

Dam (L. Van), 1935. — A method for determining the amount of oxygen dissolved in 1 cc of water. *J. exper. Biol.*, 12, pp. 80-85.

Dana (J. P.), 1766. — De hirudinis nova specie, noxa, remediisque adhibendis. *Mél. Philos. Math. Soc. roy. Turin*, 1762-1765, 3, pp. 199-242.

Dalyell (J. G.), 1814. — Observations on some interesting phenomena in animal physiology exhibited by several species of Planariae. 1 vol., Edinburgh, 150 p.

Darlington (J. T.), 1959. — The Turbellaria of two granite outcrops in Georgia. *Amer. Midland Nat.*, 67, pp. 257-294.

Daubrée (A.), 1887. — Les eaux souterraines à l'époque actuelle. 2 vol., Paris, Dunod, 455 p.

Davies (R. W.) & Reynolnson (T. B.), 1969. — The incidence and intensity of predation on lake dwelling triclads in the laboratory. *Ecology*, 50, pp. 845-853.

Davies (P. S.) & Tribe (M. A.), 1969 .— Temperature dependence of metabolic rate in animals. *Nature*, London, 224, n° 5220, pp. 723-724.

Décamps (H.), 1967. — Écologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Ann. Limnol.*, Toulouse, 3, pp. 399-577.

Source : MNHN, Paris

1968. — Vicariances écologiques chez les Trichoptères des Pyrénées. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 4, pp. 1-50.

Delamare Deboutteville (C.), 1954. — Description d'un appareil pour la capture des eaux souterraines littorales sous la mer. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 138, pp. 711-713.

—— 1957. — Lignées marines ayant pénétré dans les eaux souterraines continentales. Un problème de biogéographie actuelle. *C. R. Soc. biogéogr.*, 296-297, pp. 53-67.

—— 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. 1 vol., Paris, Hermann, Actual. scientifiques et industrielles 1280, 740 p.

Delamare Deboutteville (C.) & Botoşăneanu (L.), 1970. — Formes primitives vivantes. 1 vol., Paris, Hermann, Actual. scientifiques et industrielles 1323, 332 p.

Delay (B.), 1970. — Données sur l'écologie, l'anatomie et la biologie d'*Haplotaxis* (*Pelodrilus*) *leruthi* (Hrabé) (Oligochète, Haplotaxidae). *Ann. Spéléol.*, 25, pp. 621-649.

Delhermance-Glaçon (S.), 1963. — Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille des Bathysciinae. *Ann. Sci. nat., Zool.*, Paris, 12, pp. 1-172.

Deroüet (L.), 1949. — Comparaison des échanges respiratoires chez *Gammarus pulex* L. et *Niphargus virei* Chevreux. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 228, pp. 1054-1055.

—— 1953. — Étude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés. *Notes biospéol.*, 8, pp. 103-109.

Despax (R.), 1927. — Observations biologiques en montagne. Recherches sur les facteurs de la distribution des organismes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 61, pp. 126-142.

Dittmar (H.), 1955. — Ein Sauerlandbach. *Arch. Hydrobiol.*, 50, pp. 305-552.

Dorier (A.) & Vaillant (F.), 1954. — Observations et expériences relatives à la résistance au courant de divers Invertébrés aquatiques. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 45-46, pp. 9-31.

Dresco-Deroüet (L.), 1959. — Contribution à l'étude de la biologie de deux Crustacés aquatiques cavernicoles : *Caecosphaeroma burgundum* D. et *Niphargus orcinus virei* Ch. *Vie et Milieu*, 10, pp. 321-346.

Dubois (F.), 1946 *a*. — Rythme saisonnier de ponte chez les Planaires d'eau douce, dans leur milieu naturel et en élevage. *C. R. Soc. Biol.*, 140, pp. 881-884.

—— 1946 *b*. — Influence de l'inanition et de la nutrition sur la ponte des Planaires d'eau douce. *C. R. Soc. Biol.*, 140, pp. 884-885.

—— 1949. — Contribution à l'étude de la migration des cellules de régénération chez les Planaires dulcicoles. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 83, pp. 213-283.

Dugès (A.), 1828. — Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. *Ann. Sci. nat.*, 15, pp. 139-183.

Dussart (B.), Graf (F.) & Husson (R.), 1966. — Les Crustacés du réservoir de la Fontaine des Suisses à Dijon. *Int. J. Speleol.*, 2, pp. 269-281.

Ehrenberg (C. G.), 1931. — *In* : Hemprich et Ehrenberg. Symbolae physicae. Animalia evertebrata exclusis insectis recensuit Dr. C. G. Ehrenberg. Berolini, Folia a-d.

Enslin (E.), 1906. — *Dendrocoelum cavaticum* Fries — Verbreitung in der Schwabischen Alp. Anatomie nebst Bemerkungen über die Reduktion der Augen. Systematische Stellung. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*, Stuttgart, 62, pp. 312-360.

Flickinger (R. A.) & Blount (W.), 1957. — The relation of natural and imposed electrical potentials and respiratory gradients to morphogenesis. *J. Cell. Comp. Phys.*, 50, pp. 403-422.

Flössner (D.), 1959. — *Dendrocoelum hercynicum* n. sp., eine neue Triclade aus dem Grundwasser Sachsens. *Zool. Anz.*, 163, pp. 302-306.

Fox (H. M.) & Wingfield (C. A.), 1938. — A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exper. Biol.*, 15, pp. 437-445.

Fraps (M.), 1930. — Studies on respiration and glycolisis in *Planaria*. I. Methods and certain basic factors in respiration. *Physiol. Zool.*, 3, pp. 242-270.

Fries (S.), 1879. — Mitteilungen aus dem Gebiete der Dunkelfauna. *Zool. Anz.*, 2, pp. 150-155.

Source : MNHN, Paris

FURRMANN (O.), 1914. — Turbellariés d'eau douce de Colombie. *Mém. Soc. neuchât. Sci. nat.*, 5, pp. 793-804.

GARBINI (A.), 1896. — Osservazioni biologiche intorno alle acque freatiche veronesi. Verona, In 8°.

GELEI (J. von), 1927. — Eine neue Blindtriclade aus Ungarn. *Zool. Anz.*, 77, pp. 35-46.

—— 1931. Neue Artmerkmale von *Polycladodes alba* Steinmann. *Zool. Anz.*, 93, pp. 284-287.

GERSTFELDT (G.), 1958. — Über einige zum Teile neue Arten von Platoden Anneliden Myriapoden und Crustaceen Sibiriens. *Mem. Acad. imp. Sci. St. Petersburg*, 9, pp. 507-568.

GILZE (B.), 1958. — Sur quelques caractères fondamentaux des circulations karstiques. *Ann. Spéléol.*, 13, pp. 5-22.

—— 1965. — La spéléologie scientifique. 1 vol., Paris, Éd. du Seuil, 190 p.

GINET (R.), 1951. — Étude écologique de la grotte de la Balme (Isère). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 85, pp. 422-447.

—— 1953. — Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. I. Crustacés aquatiques. *Notes biospéol.*, 8, pp. 185-198.

—— 1960. — Écologie, Ethologie et Biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéléol.*, 15, pp. 1-254.

—— 1961. — Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. II. Contribution à la connaissance des Invertébrés. *Ann. Spéléol.*, 16, pp. 303-325.

GINET (R.) & PUGLISI (R.), 1964. — Écologie de *Fonticola notadena* de Beauchamp dans la grotte de la Balme (Isère, France) ; survie en période de sécheresse. *Int. J. Speleol.*, 1, pp. 203-216.

GIRARD (C.), 1850. — Brief account of the freshwater species of Planariae. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 3, pp. 264-265.

—— 1894. — Recherches sur les Planariés et Némertines de l'Amérique du Nord. *Ann. Sci. nat.*, sér. 7, 15, pp. 145-310.

GISLÉN (T.), 1946. — About the European species of the genus *Fonticola* with some notes concerning the distribution and ecology of *F. vitta*. *Biol. Jaarb. Dodonaea*, Antwerpen, 13, pp. 174-183.

GIUDICELLI (J.), 1968. — Recherches sur le peuplement, l'écologie et la biogéographie d'un réseau hydrographique de la Corse Centrale. *Thèse Doct. Sci. nat., Marseille, Arch. Centre Document. C.N.R.S.*, n° 40.2478, 437 p.

GOURBAULT (N.), 1964. — Étude comparée de la régénération chez des Planaires peuplant des biotopes différents : durée de la régénération chez des formes épigées et cavernicoles. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 258, pp. 1632-1634.

—— 1965 *a*. — Triclades obscuricoles des Pyrénées, une nouvelle espèce française du genre *Dendrocoelum* (Oersted). *Ann. Spéléol.*, 20, pp. 469-476.

—— 1965 *b*. — *Amyadenium chattoni*, Triclade obscuricole, données préliminaires sur la biologie et la durée de la régénération. *Ann. Spéléol.*, 20, pp. 477-481.

—— 1967 *a*. — Observations sur les élevages et la biologie des Triclades pyrénéens. *Speluncа, Mém.* n° 5, pp. 257-261.

—— 1967 *b*. — Triclades obscuricoles de Roumanie. I. *Dendrocoelides* du Banat. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 39, pp. 745-752.

—— 1967 *c*. — Triclades obscuricoles de Roumanie. II. *Dendrocoelides* de Dobroudja et d'Olténie. *Ann. Spéléol.*, 22, pp. 803-812.

—— 1968. — Étude comparée du métabolisme respiratoire chez des Planaires épigées et hypogées. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 266, pp. 145-148.

—— 1969 *a*. — Triclades obscuricoles des Pyrénées. II. Une nouvelle espèce française du genre *Amyadenium* Beauchamp. *Ann. Spéléol.*, 24, pp. 105-110.

—— 1969 *b*. — Triclades obscuricoles des Pyrénées. III. Contribution à l'étude des *Atrioplanaria* = *Atrioplanaria delamarei* sp. n. *Ann. Spéléol.*, 24, pp. 377-385.

—— 1969 *c*. — Expansion de *Dugesia tigrina* (Girard), Planaire américaine introduite en Europe. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 5, pp. 3-7.

—— 1969 *d*. — Reproduction sexuée chez quelques Triclades hypogés. *Ann. Spéléol.*, 24, pp. 365-375.

—— 1970. — Triclades obscuricoles des Pyrénées. IV. *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *lescherae* sp. n. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 42, pp. 1293-1299.

Source : MNHN, Paris

—— 1971. — Turbellariés, Triclades des eaux souterraines d'Europe occidentale. Nouvelles données géonémiques. *Ann. Spéléol.*, 26, pp. 181-188.

Gourbault (N.) & Lescher-Moutoué (F.), 1967. — Sur la faune hypogée peuplant le sous-écoulement d'une rivière de moyenne altitude. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 265, pp. 1813-1816.

—— 1968. — Recherches sur les eaux souterraines. 4. Étude de la faune hypogée peuplant le sous-écoulement du Nert. *Ann. Spéléol.*, 23, pp. 735-742.

Graff (L. von), 1912-1917. — II. Tricladida. *In* : Bronn's Tier-Reichs, Leipzig, IV — 1c — Turbellaria, pp. 2601-3369.

Grube (E.), 1872. — Beschreibungen von Planarien des Baikal Gebietes. *Arch. Naturgesch.*, 38, pp. 273-292.

Haldeman (S. S.), 1840. — Supplement to Number one of « A Monograph of the Limniades or Freshwater Univalve Shells of North America ». Philadelphia, 3 p.

Hallez (P.), 1887. — Emlryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. *Mém. Soc. Sci. Lille*, 4e sér., 16, pp. 1-107.

—— 1890. — Catalogue des Turbellariés (Rhabdocoelides, Triclades et Polycladodes) du Nord de la France. *Rev. biol. N. Fr.*, Lille, 2-5, 179 p.

Hansen-Melander (E.), Melander (Y.) & Reynoldson (T. H.), 1954. — A new species of freshwater triclad belonging to the genus *Polycelis*. *Nature*, London, 173, pp. 354-355.

Hartmann (O.), 1921. — Über eine neue Brunnenplanarie (*Polycladodes subterranea* n. sp.). *Zool. Jahrb., Abt. System.*, 44, pp. 337-354.

Hawes (R. S.), 1939. — The flood factor in the ecology of caves. *J. anim. Ecol.*, 8, pp. 1-5.

Hertzog (L.), 1930. — Notes sur quelques Crustacés nouveaux pour la plaine d'Alsace. *Bull. Assoc. philom. Alsace Lorraine*, 7, pp. 355-364.

Hesse (R.), 1897. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren : II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 62, pp. 527-582.

Hirao (Y.), Kawakatsu (M.) & Teshirogi (W.), 1970. — Records of an exotic freshwater Planarian species *Dugesia tigrina* (Girard), found in tanks of tropical fishes in Japan. *J. jap. Assoc. zool. Gard. Aqu.*, Tokyo, 12, pp. 25-27.

Huffmann (J. A.), 1963 *a*. — Présentation d'une nouvelle Dendrocoelidée (Turbellariés Triclades) : *Dendrocoelum warnimonti* nov. sp. *Inst. g. duc. Luxembourg, Sci. nat. Archives*, 30, IIIe série, pp. 124-138.

—— 1963 *b*. — Faune des Triclades Paludicoles du Grand-Duché de Luxembourg. *Inst. g. duc. Luxembourg, Sci. nat. Archives*, 30, IIIe série, pp. 181-264.

Hoffmann (J. A.) & Combes (C.), 1965. — Les Triclades paludicoles de la haute-vallée de Carença (P. O.). *Vie et Milieu*, 16, c, pp. 983-987.

Holmquist (C.), 1953. — *Dendrocoelopsis spinosipenis* (Kenk) en för Sverige ny sötvattensturbellarie. *Fauna och Flora*, Uppsala, 6, pp. 243-247.

Holsinger (J. R.), 1966. — A preliminary study on the effects of organic pollution of Banners Corner Cave, Virginia. *Int. J. Speleol.*, 2, pp. 75-89.

Holter (H.), 1943. — Technique of the Cartesian diver. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg*, sér. chim., 24, pp. 399-478.

Hubault (E.), 1927. — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl. 9, 388 p.

—— 1931. — Contribution à l'étude faunistique des sources de la Craie Sénonienne. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 65, pp. 152-169.

Husmann (S.), 1956. — Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. *Arch. Hydrobiol.*, 52, pp. 1-184.

—— 1966. — Versuch einer ökologischen Gliederung des interstitiellen Grundwassers in Lebensbereiche eigener Prägung. *Arch. Hydrobiol.*, 62, pp. 234-268.

Source : MNHN, Paris

—— 1967. — Die ökologische Stellung der Höhlen-und Spaltengewässer innerhalb der subterranaquatilen Lebensbereiche. *Int. J. Speleol.*, 2, pp. 409-436.

—— 1970. — Weitere Vorschläge für eine Klassifizierung subterraner Biotope und Biocoenosen der Süsswasserfauna. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 55, pp. 115-129.

Husson (R.), 1936. — Contribution à l'étude de la faune des cavités souterraines artificielles. *Ann. Sci. nat., Zool.*, 19, pp. 5-30.

—— 1939. — Présence du Triclade *Fonticola vitta* Dugès et de l'Amphipode *Niphargus aquilex aquilex* Schiodte dans les eaux d'inondation d'une cave nancéenne. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 2, pp. 29-33.

Hyman (L. H.), 1919 *a*. — Physiological studies on Planaria. 1. Oxygen consumption in relation to feeding and starvation. *Amer. J. Physiol.*, 49, pp. 377-402.

—— 1919 *b*. — II. Oxygen consumption in relation to regeneration. *Amer. J. Physiol.*, 50, pp. 67-81.

—— 1919 *c*. — III. Oxygen consumption in relation to age (size) differences. *Biol. bull.*, 37, pp. 388-403.

—— 1920. — IV. A further study of oxygen consumption during starvation. *Amer. J. Physiol.*, 53, pp. 399-420.

—— 1923. — V. Oxygen consumption of pieces with respect to length, level, and time after section. *J. exper. Zool.*, 37, pp. 47-68.

—— 1925. — The reproductive system and other characters of *Planaria dorotocephala* Woodworth. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 44, pp. 51-89.

—— 1932. — The axial respiratory gradient : experimental and critical. *Physiol. Zool.*, 5, pp. 566-592.

—— 1934. — Report on Triclad Turbellaria from Indian Tibet. *Mem. Connecticut. Acad. Arts Sci.*, 10, pp. 5-42.

—— 1935. — Studies on the morphology, taxonomy, and distribution of North American triclad Turbellaria. VI. *Dendrocoelopsis vaginatus*. n. sp. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 54, pp. 338-345.

—— 1937 *a*. — VII. The two species confused under the name *Phagocata gracilis*, the validity of the generic name *Phagocata* Leidy 1847, and its priority over *Fonticola* Komarek 1926. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 56, pp. 298-310.

—— 1937 *b*. — Studies on the morphology taxonomy and distribution of North American triclad Turbellaria. VIII. Some cave planarians of the United-States. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 56, pp. 457-477.

—— 1939 *a*. — North American triclad Turbellaria. IX. The priority of *Dugesia* Girard 1850 over *Euplonaria* Hesse 1897 with notes on american species of *Dugesia*. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 58, pp. 264-275.

—— 1939 *b*. — North American triclad Turbellaria. X. Additional species of cave planarians. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 58, pp. 276-284.

—— 1945. — North American triclad Turbellaria. XI. New, chiefly cavernicolous, Planarians. *Amer. Midl. Natur.*, 34, pp. 475-484.

—— 1951. — Platyhelminthes and Rhynchocoela. *In* The Invertebrates, New-York, Mc Graw-Hill Book Company, II, 550 p.

—— 1953. — North American triclad Turbellaria. A new, probably exotic, Dendrocoelid. *Amer. Mus. Nov.*, nº 1629, pp. 1-6.

—— 1954. — North American triclad Turbellaria. XIII. Three new cave Planarians. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 103, nº 3333, pp. 563-573.

—— 1955. — Descriptions and Records of freshwater Turbellaria from the United-States. *Amer. Mus. Nov.*, nº 1714, pp. 1-36.

—— 1956. — North American triclad Turbellaria. XV. Three new species. *Amer. Mus. Nov.*, nº 1808, pp. 1-14.

—— 1963. — North American triclad Turbellaria. Freshwater Planarians from the vicinity of Portland, Oregon. *Amer. Mus. Nov.*, nº 2123, pp. 1-5.

Hynes (H. B. N.), 1961. — The invertebrate fauna of a welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, 57, pp. 344-388.

Ichikawa (A.) & Kawakatsu (M.), 1962 *a*. — *Phagocata albata*, a new probably subterranean freshwater planarian, from Hokkaidô. *Annot. Zool. Jap.*, 35, pp. 29-37.

—— 1962 *b*. — *Phagocata iwamai*, a new freshwater Planarian from Hokkaidô. *Annot. Zool. Jap.*, 35, pp. 38-46.

Source : MNHN, Paris

—— 1962 *c*. — *Phagocata teshirogii*, a new freshwater planarian, from the Tôhoku Region in Honshû. *Annot. Zool. Jap.*, 35, pp. 112-120.

—— 1963. — *Polycelis akkeshi*, a new freshwater planarian from Hokkaidô. *Publ. Akkeshi mar. Biol. Stat.* 12, pp. 1-18.

Ichikawa (A.) & Okugawa (K. J.), 1958. — Studies on the Probursalians (fresh water Triclads) of Hokkaido. I. On two new species of the genus *Dendrocoelopsis* Kenk, *D. lacteus* and *D. ezensis*. *Bull. Kyoto Gakugei Univ.*, ser. B, 12, pp. 9-18.

Ijima (I.), 1884. — Untersuchungen über Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser Dendrocölen. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 40, pp. 359-464.

Ijima (I.) & Kaburaki (T.), 1916. — Preliminary descriptions of some japanese Triclads. *Annot. Zool. Jap.*, 9, pp. 153-171.

Illies (J.), 1952. — Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. *Arch. Hydrobiol.*, 46, pp. 424-612.

Jähnichen (E.), 1897. — Beiträge zur Kenntnis der Turbellarienaugen. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 62, pp. 250-286.

Jeannel (R.), 1926. — Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. Encyclop. Entomol., VII, Paris, Lechevalier, 334 p.

—— 1943. — Les fossiles vivants des cavernes. 1 vol., Paris, Gallimard, L'avenir de la Science, n. sér. 1, 321 p.

Jeannel (R.) & Racovitza (E. G.), 1907. — Énumération des grottes visitées, 1904-1906 (1re série). Biospeologica II. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4e sér., 6, pp. 489-536.

—— 1908. — Énumération des grottes visitées, 1906-1907 (2e sér.). Biospeologica VI. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4e sér., 8, pp. 327-414.

—— 1910. — Énumération des grottes visitées, 1908-1909 (3e sér.). Biospeologica XVI. *Arch. Zool. exp. gén.*, 5e sér., 5, pp. 67-185.

—— 1912. — Énumération des grottes visitées, 1909-1911 (4e série). Biospeologica XXIV. *Arch. Zool. exp. gén.*, 5e sér., 9, pp. 501-667.

—— 1914. — Énumération des grottes visitées, 1911-1913 (5e série). Biospeologica XXXIII. *Arch. Zool. exp. gén.*, 53, pp. 325-558.

—— 1918. — Énumération des grottes visitées, 1913-1917 (6e série). Biospeologica XXXIX. *Arch. Zool. exp. gén.*, 57, pp. 203-470.

—— 1929. — Énumération des grottes visitées, 1918-1927 (7e série). Biospeologica LIV. *Arch. Zool. exp. gén.*, 68, pp. 293-608.

Jegla (J. C.), 1964. — Studies of the eyestalk metabolism, and molting and reproductive cycles in a cave Crayfish. *Dissert. Abstr.*, U. S., 25, p. 1421 (Rés. Thèse Univ. Illinois).

Jenkins (M.) & Brown (H. P.), 1963. — Cocoon-production in *Dugesia dorotocephala*. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 82, pp. 167-177.

—— 1964. — Copulatory activity and behavior in the Planarian *Dugesia dorotocephala*. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 83, pp. 32-40.

Johnson (J. R.), 1822. — Observations on the genus *Planaria*. *Phil. Trans. roy. Soc. London*, ser. B, 2, pp. 437-447.

Juberthie (C.), 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Ann. Spéléol.*, 19, pp. 1-237.

Juberthie (C.) & Mestrov (M.), 1965 *a*. — Sur les Oligochètes terrestres des sédiments argileux des grottes. *Ann. Spéléol.*, 20, pp. 209-236.

—— 1965 *b*. — Survie de *Pelodrilus leruthi* Hrabě (Oligochète, Haplotaxidae) dans les grottes, en période de sécheresse. *Ann. Spéléol.*, 20, pp. 483-487.

Juget (J.), 1967. — La faune benthique du Léman : Modalités et déterminisme écologiques du peuplement. *Thèse Doct. Sci., Lyon*, 1 vol., 360 p.

Kaburaki (T.), 1917. — Notizen über japanische Tricladen. *Annot. Zool. Jap.*, 9, pp. 325-333.

1 564 018 6

Source : MNHN, Paris

KANATANI (H.), 1957 *a*. — Effects of crowding on the supplementary eye-formation and fission in the planarian *Dugesia gonocephala*. *Annot. Zool. Jap.*, 30, pp. 133-137.

—— 1957 *b*. — Further studies on the effect of crowding on supplementary eye-formation and fission in the planarian : *Dugesia gonocephala*. *J. Fac. Sci. Tokyo*, ser. 4, 8, pp. 23-39.

KAWAKATSU (M.), 1968 *a*. — North American triclad Turbellaria, 17 : freshwater Planarians from lake Tahoe. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 124, n° 3638, pp. 1-24.

—— 1968 *b*. — On the origin and phylogeny of Turbellarians suborder Paludicola. *Jap. Soc. System. Zool.*, n° 38-41, pp. 14-22.

KENK (R.), 1924. — *Dendrocoelides spelaea* n. sp., eine neue höhlenbewohnende Tricladenart aus Slovenien. *Bull. Trav. cl. Sci. math. nat. Zagreb*, pp. 43-45.

—— 1925. — *Dendrocoelides spelaea* n. sp. nov. jamski triklad iz Slovenije. *Rada. Jugos. Akad. Znan. umjet. Zagreb. Knj.*, 230, pp. 1-8.

—— 1926. — Nova vrsta paludikolnik trikladov (Tricladida paludicola) iz Slovenije. Une nouvelle triclade paludicole de Slovénie *Dendrocoelum spinosipenis* n. sp. *Bull. Assoc. Mus. Slovénie*, 4-6, pp. 28-34.

—— 1930. — Beiträge zum System der Probursalier (Tricladida paludicola). I-III. *Zool. Anz.*, 89, pp. 145-162 et pp. 289-302.

—— 1935 *a*. — Die Höhlentrikladen Sloveniens. *Verhandl. int. Ver. Limnol.*, 7, pp. 87-91.

—— 1935 *b*. — Studies on Virginian Triclads. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 51, pp. 79-125.

—— 1936 *a*. — Eine neue Höhlentriklade, *Fontícola opisthogona* n. sp. *Zool. Anz.*, 113, pp. 305-311.

—— 1936 *b*. — Sladkovodni trikladi iz jam severozahodnega dela Dinarskega krasa. (Freshwater Tricladis from caves of the Northwestern part of the Dinaric Region. *Priro. Razp.*, Ljubljana, 3, pp. 1-29.

—— 1937. — Eine neue Susswassertriklade aus der Umgebung von Graz, *Fonticola prosorchis* n. sp. *Zool. Anz.*, 117, pp. 43-48.

—— 1940. — A new *Dendrocoelum* from Yugoslavia (Turbellaria Tricladida). *Priro. Razp.*, Ljubljana, 4, pp. 91-95.

—— 1944. — The fresh water triclads of Michigan. *Miscel. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 60, pp. 1-44.

—— 1953. — The freshwater Triclads (Turbellaria) of Alaska. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 103, n° 3322, pp. 163-186.

—— 1969. — Freshwater Triclads (Turbellaria) of North America. I. The genus *Planaria*. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 82, pp. 539-558.

—— 1970. — Freshwater Triclads (Turbellaria) of North America. II. New or little known species of *Phagocata*. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 83, pp. 13-34.

KENNEL (J.), 1889. — Untersuchungen an neuen Turbellarien. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog.*, 3, pp. 447-486.

KOMÁREK (J.), 1916. — Triclady z Kaukazu a Armenie (*Dendrocoelum longipenis* n. sp., *Planaria armeniaca* n. sp.). *Bull. böhm. Akad. Wiss. Prag*, 25, 28, pp. 1-21.

—— 1920. — O temnostnich Tricladach z krasu balkanskych na zaklade sberu Dra. Karla Absalon. *Casopis Morav. Mus. Brne*, 17, pp. 255-304.

—— 1926. — Doplnek ku Vejdovskeno revisi ceskych triclad. *Sitzungsb. böhm. Ges. Wiss.*, Prag, 1925, 32 p.

—— 1927. — Anregung zur Revision der Süsswasser-Tricladen Italiens. *Zool. Anz.*, 71, pp. 269-272.

—— 1930. — Eine blinde *Bdellocephala* (Tricladida) aus dem Harz. *Zool. Anz.*, 87, pp. 327-332.

—— 1953 *a*. — Herkunft der Süsswasser-Endemiten der dinarischen Gebirge, revision der Arten, Artentstenung bei Höhlentieren. *Arch. Hydrobiol.*, 48, pp. 269-349.

—— 1953 *b*. — Artaufspaltungen bei Süsswassertieren. II. Beispiele der Aufspaltung der Art, insbesondere bei Höhlentieren. *Schweiz. Zeitsch. Hydrol.*, 15, pp. 264-274.

KOMÁREK (J.) & KUNST (M.), 1956. — *Dendrocoelum* (*Eudendrocoelum*) *bohemicum* n. sp. eine neue Planarie aus Böhmen. *Zool. Anz.*, 157, pp. 261-264.

KOSSWIG (C.) & BATTALGIL (F.), 1942. — Zoogeographie der türkischen Süsswasserfische. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, sér. B, 7.

Source : MNHN, Paris

Kosswig (C.) & Ebmin (R.), 1950. — Anodolu'da *Crenobia alpina* Dana (*Crenobia alpina* Dana in Anatolien). *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, sér. B, 15, pp. 225-231.

Kozhov (M.), 1963. — Lake Baikal and its life. Monographiae biologicae, 11, Den Haag, 344 p.

Krajnik (B.), 1922. — Über eine Modifikation der Mikrorespirationsapparates. *Biochem. Zeitsch.*, 130, p. 286.

Kuzysik (S. M.), 1923. — *Polycelis cornuta* (Johnson) sur la côte maritime polonaise. *C. R. Stat. Hydrobiol. Wigry*, 1, pp. 1-10.

Lang (P.), 1913. — Experimentelle und histologische Studien an Turbellaria. *Arch. Mikr. Anat.*, 82, pp. 257-270 et 339-364.

Lasserre (P.) & Renaud-Mornant (J.), 1971. — Interprétation écophysiologique des effets de température et de salinité sur l'intensité respiratoire de *Derocheilocaris remanei biscayensis* Delamare, 1953 (Crustacea, Mystacocarida). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 272, pp. 1159-1162.

Lawton (J. M.) & Richards (J.), 1970. — Comparability of Cartesian Diver, Gilson, Warburg and Winkler methods of measuring the respiratory rates of aquatic invertebrates in ecological studies. *Oecologia*, Berlin, 4, pp. 319-324.

Leidy (J.), 1857. — *In* Stimpson, W. Prodromus descriptionis animalium evertebratorum... I. Turbellaria Dendrocoela. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, 9, pp. 19-31.

Légier (P.), 1969 *a*. — Étude écologique des Planaires Triclades d'eau douce en Provence occidentale. *Thèse Doct.* 3e *cycle*, Marseille, 162 p.

—— 1969 *b*. — Présence dans les Bouches-du-Rhône de la Planaire *Dugesia tigrina* (Girard). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 29, pp. 73-80.

Leloup (E.), 1944. — Recherches sur les Triclades dulcicoles épigés de la forêt de Soignes. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 102, 112 p.

—— 1952. — La répartition des Planaires Triclades dans les ruisselets d'une frênaie à Carex de la forêt de Soignes. *Inst. roy. Sci. nat. Belg. Mém.*, nº 122, pp. 159-170.

Lemée (G.), 1967. — Précis de Biogéographie. 1 vol., Paris, Masson, 358 p.

Le Moigne (A.), 1962. — Étude de formules chromosomiques de quelques *Polycelis* (Turbellariés Triclades) de la région parisienne. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 87, pp. 259-270.

—— 1963. — Étude du développement embryonnaire de *Polycelis nigra* (Turbellarié, Triclade). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 88, pp. 403-422.

Lender (Th.), 1952. — Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une Planaire d'eau douce. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 86, pp. 140-215.

Lender (Th.) & Le Moigne (A.), 1960. — Les organes musculo-glandulaires de *Polycelis tenuis* Ijima (Turbellarié Triclade). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 85, pp. 90-99.

Lepori (N.), 1951. — Sulle caratteristiche morfologiche e sulla posizione sistematica della Planaria di Sardegna e corsica già ascritta a *Dugesia gonocephala* (Dugès). *Atti Soc. tosc. Sci. nat.*, 58, sér. B, pp. 28-47.

Leruth (R.), 1938. — Études biospéologiques. IX. La faune de la nappe phréatique du gravier de la Meuse à Hermalle-sous-Argenteau. *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 14, nº 41, 37 p.

—— 1939 *a*. — Études biospéologiques — 12 — Remarques écologiques et biologiques sur des stations visitées en Roumanie. *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 15, 36, 51 p.

—— 1939 *b*. — Note d'hydrobiologie souterraine. VII. Une méthode intéressante pour l'étude de la faune phréatique. *Bull. Soc. roy. Sci. Liège*, 2, pp. 136-141.

—— 1939 *c*. — La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de Belgique. *Mém. Mus. Hist. nat., Belg.*, 87, 500 p.

Lescher-Moutoué (F.), 1968. — Recherches sur les eaux souterraines — 5 — La faune d'une nappe éluviale de déversement ; étude préliminaire des Cyclopides hypogés. *Ann. Spéléol.*, 23, pp. 743-751.

Lescher-Moutoué (F.) & Gourbault (N.), 1970 *a*. — Données préliminaires sur le peuplement de la zone de circulation permanente d'un massif karstique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 271, pp. 1416-1419.

—— 1970 *b*. — Recherches sur les eaux souterraines — 13 — Étude écologique du peuplement des eaux souterraines de la zone de circulation permanente d'un massif karstique. *Ann. Spéléol.*, 25, pp. 765-848.

Source : MNHN, Paris

Lindbergrøm-Lang (K.), 1943. — On the theory of the Cartesian Diver Microrespironcter. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg*, sér. chim., 24, pp. 333-398.

Lison (L.), 1968. — Statistique appliquée à la biologie expérimentale. Paris, Gauthier-Villars, 346 p.

Livanov (N. A.) & Porfirjeva (N. A.), 1962. — (Étude des Planaires du lac Baïkal). *Trudy limnol. Inst.*, 1, pp. 152-188.

Livanov (N. A.) & Zaruzova (Z.), 1940. — (Paludicoles du lac Teletzkoë et nouvelles données sur quelques formes sibériennes). *Trudy Obs. Estestod.* Kazan, 56, pp. 83-159.

Løvtrup (E.), 1953. — Studies on Planarian respiration. *J. exp. Zool.*, 124, pp. 427-434.

Luther (A.), 1961. — Die Turbellarien Ostfennoskandiens. II. Tricladida. *Soc. Fauna. Flora. Fenn.*, Helsinki, 11, pp. 1-42.

Macan (T. T.), 1963-1966. — Freshwater Ecology. 1 vol., London, Longmans, 338 p.

Magniez (G.), 1967-1968. — Les stations de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). *Sous le Plancher*, Dijon, 6, pp. 36-58 et 7, pp. 1-40.

—— 1971. — Données récentes sur les *Stenasellus* (Crustacea Asellota Aselloidea) des eaux souterraines continentales. *C. R. 96e Congrès nat. Soc. sav.*, Toulouse, (sous presse).

Max (J. G. de), 1874. — Erste Bijdrage tot de Kennis der Nederlandsche Zoetwater Turbellarien, benevens eene beschrijving van nieuwe soorten. *Ebandaselbst. Tijdschr. nederland dierkund. Vereen.*, 1, pp. 24-38.

Marcus (E.), 1946. — Sobre turbellaria brasileiros. *Zoologia*, São Paulo, 11, pp. 5-254.

Marvillet (Cl.), 1967. — Variabilité anatomique et répartition de la Planaire troglobie *Dendrocoelum* (*Dendrocoelides*) *collini* de Beauchamp. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 264, pp. 2512-2515.

Mattiesen (E.), 1904. — Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocölen. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 77, pp. 274-361.

Méhely (L.), 1927. — Neue Würmer und Krebse aus Ungary. Budapest, In 8°, 19 p.

Meixner (J.), 1915. — Turbellarienfauna der Ost-Alpen. *Zool. Jahr., Abt. System.*, 38, pp. 459-588.

—— 1928. — Der Genitalapparat der Tricladen und Seine Beziehungen zu ihrer allgemeinen Morphologie, Phylogenie, Ökologie und Verbreitung. *Zeitsch. Morphol. Ökol. Tiere*, 11, pp. 570-612.

Meštrov (M.), 1962 *a*. — Un nouveau milieu aquatique souterrain : le biotope hypotelminorhéique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 254, pp. 2677-2679.

—— 1962 *b*. — Milieu d'origine de quelques espèces aquatiques souterraines. *Spelunca, Mém.* nº 2, pp. 84-88.

Mitchell (R.), 1968. — New species of *Sphalloplana* (Turbellaria, Paludicola) from the caves of Texas and a reexamination of the genus *Speophila* and the family Kenkiidae. *Ann. Spéléol.*, 23, pp. 597-620.

Moniez (R.), 1888. — Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille. *Rev. biol. N. Fr.*, Lille, 1, pp. 142-146.

Motaş (C.), 1962. — Procédés de sondages phréatiques. Division du domaine souterrain. Classification écologique des animaux souterrains. Le psammon. *Acta. Mus. Macéd. Sci. nat.*, Skoplje, 8, pp. 135-173.

Motaş (C.), Botoşăneanu (L.) et Negrea (S.), 1962. — Cercetari asupra biologici izvoarelor si apelor freatice din partea centrala a cimpiei romine. 1 vol., Bucarest, Edit. Acad. Republ. Soc. Rom., 366 p.

Motaş (C.) & Serban (E.), 1964. — Recherches phréatobiologiques. II. *Int. J. Speleol.*, 1, pp. 321-332.

Mrázek (A.), 1903-1904. — Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Planaria montenigrina* n. sp.). *Sitzungsb. böhm. Ges. Wiss.*, Prag, 33, pp. 1-43.

—— 1907. — Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. *Sitzungsb. böhm. Ges. Wiss.*, Prag, 32, 18 p.

Müller (O. F.), 1774. — Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum... succincta historia. Havniae et Lipsiae, 1, pp. 52-72.

—— 1776. — Zoologiae danicae prodromus seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium. Havniae, 32, 282 p.

Muth (A.), 1912. — Beitrage zur Kenntnis der Gattung *Sorocelis* Grube. *Mitt. naturwiss. Vereins. Steiermark*, 48, pp. 381-410.

Source : MNHN, Paris

Nègre (J.) & Henrot (H.), 1947. — Une expédition spéléologique dans les Pyrénées. *L'entomologiste*, Paris, 3, pp. 27-30.

Newell (R. C.), 1966. — Effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. *Nature*, London, 212, 5060, pp. 426-428.

Nurse (F.), 1950. — Freshwater Triclads new to the fauna of New Zealand. *Trans. roy. Soc. New Zealand*, 78, pp. 410-417.

Oersted (A. S.), 1844. — Entwurf einer systematischen Eintheiluug und speciellen Beschreibung der Plattwürmer, auf mikroskopische untersuchungen gegründet. Kopenhagen, 96 p.

Okugawa (K. I.), 1939. — Probursalia (Triclada — Paludicola) of Manchonkuo. *Annot. Zool. Jap.*, 18, pp. 155-165.

—— 1956. — A new freshwater planaria *Phagocata kawakatsui* sp. n. from Kyoto prefecture. *Bull. Kyoto Gakugei Univ.*, ser. B, 8, pp. 19-22.

Orghidan (T.), 1959. — Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers : der Hyporheische Biotop. *Arch. Hydrobiol.*, 55, pp. 392-414.

Orghidan (T.), Puscariu (V.), Bleahu (M.), Decu (V.), Rusu (T.) & Bunescu (A.), 1965. — Harta regiunilor carstice din Romania. *Lucr. Inst. Speol. « Emil Racoviţa »*, 4, pp. 75-104.

Oye (P. Van), 1935. — Sur la distribution de *Planaria alpina*, *P. gonocephala* et *Polycelis cornuta* dans le Jurassique belge. *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 66, pp. 119-122.

Oye (E. Van), 1941. — Verbreitung und Ökologie der paludicolen Tricladen in Belgien. *Arch. Hydrobiol.*, 38, pp. 110-147.

Pallas (P. S.), 1774. — Spicilegia Zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus descriptionibus atque commentariis illustrantur. Berolini, 10, pp. 20-23.

Palombi (A.), 1931. — Turbellari della Nuova Guinea. *Mèm. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, 11, 8, pp. 4-14.

Papa (R. del), 1952 *a*. — Su un *Dendrocoelum* cieco della Grotta di Cavassola (Liguria). *Atti Soc. tosc. Sci. nat.*, 59, sér. B, pp. 3-7.

—— 1952 *b*. — *Crenobia teratophila* (Steinmann) (Tricladida Paludicola) sul Pollino. *Annu. Istit. Mus. Zool. Napoli*, 4, pp. 1-3.

—— 1959. — Presenza di un *Dendrocoelum* nelle grotte Friulane. *Atti Soc. tosc. Sci. nat.*, 66, sér. B, pp. 56-59.

—— 1965. — Descrizione di *Dendrocoelum* (*Eudendrocoelum*) *botosaneanui* n. sp. delle grotte del Banato (Romania). *Monit. zool. ital.*, 73, pp. 156-162.

Pattee (E.), 1962. — Méthodes de mesure du métabolisme respiratoire chez les animaux aquatiques. *Hydrobiologia*, 19, pp. 40-56.

—— 1965. — Sténothermie et eurythermie. Les Invertébrés d'eau douce et la variation journalière de température. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 1, pp. 218-434.

—— 1966. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 1 — Tolérance des adultes. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 2, pp. 469-475.

—— 1968 *a*. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 2 — Tolérance de *Dugesia gonocephala*. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 4, pp. 99-104.

—— 1968 *b*. — Relation entre poids frais et poids sec chez quelques Invertébrés d'eau douce. *Hydrobiologia*, 31, pp. 417-420.

—— 1969 *a*. — Contribution expérimentale à l'écologie de la Planaire alpine, *Crenobia alpina* (Dana). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 94, pp. 269-276.

—— 1969 *b*. — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce. 3 — La reproduction des espèces montagnardes. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 5, pp. 9-24.

Pattee (E.) & Bournaud (M.), 1970. — Étude expérimentale de la rhéophilie chez des Planaires Triclades d'eau courante. *Schw. Zeitsch. Hydrol.*, 32, pp. 181-191.

Pedersen (K. J.), 1956. — On the oxygen consumption of *Planaria vitta* during starvation, the early phase of regeneration and asexual reproduction. *J. exp. Zool.*, 131, pp. 123-136.

Source : MNHN, Paris

Polinski (W.), 1926 *a*. — Observations écologiques sur *Planaria alpina* et *Pl. gonocephala* en Pologne. *Ann. Zool. Mus. Pol. Hist. nat.*, Warszawa, 5, 1, pp. 22-54.

—— 1926 *b*. — Ein augenloser *Dendrocoelum* aus den Ost-Karpaten. *Ann. Zool. Mus. Pol. Hist. nat.*, Warszawa, 5, 1.

Porfirjeva (N. A.), 1958. — (Planaires du Caucase). *Trudy Obs. Estestvd.*, 62, 118, pp. 38-89.

—— 1960. — (Planaires d'Asie Centrale) *Trudy Obs. Estestvd.*, 63, 120, pp. 122-138.

Pourriot (R.) & Deluzarches (M.), 1970. — Sur la consommation d'oxygène par les Rotifères. *Ann. Limnol.*, Toulouse, 6, pp. 229-248.

Raldvitza (G.), 1907. — Essai sur les problèmes biospéologiques. Biospeologica I. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4e sér., 6, pp. 371-488.

Raspail (X.), 1893. — Note préliminaire sur une Planaire sp. ? *Bull. Soc. zool. Fr.*, 18, pp. 49-50.

—— 1902. — 2e note sur une Planaire (*Planaria ignorata*). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 27, pp. 19-23.

Redfield (E. S.), 1915. — The grasping organ of *Dendrocoelum lacteum*. *J. anim. Behav.*, 5, pp. 375-380.

Reisinger (E.), 1923. — Turbellaria. *In* : Schulze. Biologie der Tiere Deutschlands, 6, 64 p.

—— 1960. — Vitale Nervenfärbungen bei Plathelminthen und ihre Abhängigkeit vom physiologischen Zustand der organismus. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 164, pp. 274-293.

—— 1962. — Uber einige dinarische « Endemiten » im Ostalpenraum. *Zool. Anz.*, Suppl., 26, pp. 682-688.

Remy (P.), 1926. — Sur la faune aquatique des fissures du sol. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 5e an., 9, pp. 70-71.

Renaud-Debyser (J.), 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie et Milieu*, Suppl. 15, 157 p.

Renault (Ph.), 1959. — Réseau de fentes et réseau de conduits en région karstique. *C. R. Soc. géol. Fr.*, 1, pp. 16-17.

—— 1970. — La formation des cavernes. Coll. « Que sais-je ? », nº 1400, Paris, Presses Universitaires de France, 126 p.

Reynoldson (T. B.), 1953. — Habitat of *Polycelis felina* (= *cornuta*) and *Crenobia alpina* in the British Isles. *Nature*, London, 171, p. 660.

—— 1958 *a*. — Triclads and lake typology in northern Britain-Qualitative aspects. *Verhandl. int. Ver. Limnol.*, 13, pp. 320-331.

—— 1958 *b*. — The quantitative ecology of lake-dwelling Triclads in northern Britain. *Oikos*, 9, pp. 94-138.

Reynoldson (T. B.) & Bellamy (L. S.), 1970. — The status of *Dugesia lugubris* and *D. polychroa* (Turbellaria, Tricladida) in Britain. *J. Zool. Lond.*, 162, pp. 157-177.

Reynoldson (T. B.) & Davies (R. W.), 1970. — Food niche and coexistence in lake dwelling Triclads. *J. anim. Ecol.*, 39, pp. 599-617.

Reynoldson (T. B.), Young (J. O.) & Taylor (M.), 1965. — The effect of temperature on the life-cycle of four species of lake dwelling Triclads. *J. anim. Ecol.*, 34, pp. 23-63.

Rohlich (P.) & Tar (E.), 1968. — The effect of prolonged light-deprivation on the fine structure of planarian photoreceptors. *Zeitsch. Zell. mikr. Anat.*, 90, pp. 507-518.

Roques (H.), 1963. — Sur la répartition du CO_2 dans les karsts (2e mémoire). *Ann. Spéléol.*, 18, pp. 141-184.

Rouch (R.), 1968. — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés-Copépodes). *Ann. Spéléol.*, 23, pp. 5-167.

—— 1970. — Recherches sur la faune aquatique souterraine continentale. *Bull. Soc. Écol.*, Brunoy, 1, pp. 205-214.

—— 1971. — Recherches sur les eaux souterraines — 14 — Peuplement par les Harpacticides d'un drain situé dans la zone de circulation permanente. *Ann. Spéléol.*, 26, pp. 107-133.

Rouch (R.), Jubertie (L.) &Jubertie (C.), 1968. — Recherches sur les eaux souterraines — 3 — Essai d'étude du peuplement de la zone noyée d'un karst. *Ann. Spéléol.*, 23, pp. 717-733.

Ruffo (S.), 1955. — Le attuali conoscenze sulla fauna cavernicola della regione pugliese. *Mem. Biogeogr. adriat.*, Venezia, 3, pp. 1-143.

Source : MNHN, Paris

—— 1961. — Problemi relativi allo studio della fauna interstiziale iporreica. *Boll. Zool.*, Torino, 28, pp. 273-319.

Russier (R.) & Lascombe (C.), 1970. — La planaire américaine *Dugesia tigrina* dans la région lyonnaise : Écologie et tolérance thermique. *Soc. linn. Lyon*, 39e an., 6, pp. 197-206.

Sabusov, voir Zabusov.

Scatizzi (L.), 1937 *a*. — Sulla presenza di *Polycelis felina* (Dalyell) in alcune caverne del bresciano. *Boll. Zool.*, Torino, 8, pp. 139-142.

—— 1937 *b*. — Su una stazione di *Polycelis felina* (Dalyell) nella pianura parese. *Boll. Zool.*, Torino, 8, pp. 143-146.

Schnassman (W.), 1924. — Die Bodenfauna nochalpiner Seen. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 3, pp. 1-106.

Schmidt (O.), 1862. — Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cefalonia. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 11, pp. 1-30.

Schoeller (H.), 1962. — Les eaux souterraines. 1 vol., Paris, Masson, 624 p.

Schwoerbel (J.), 1967. — Das hyporheische Interstitial als Grenzbiotop zwischen oberirdischem und subterranem Ökosystem und seine Bedeutung Primar Evolution von Kleinsthölenbewohnern. *Arch. Hydrobiol.*, Supppl. 33, pp. 1-62.

Seidl (H.), 1911. — Beiträge zur Kenntnis centralasia tischen Tricladen. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 98, pp. 31-67.

Sekera (E.), 1925. — O autotomii Plostenky *Planaria vitta*. Sur l'autotomie de l'espèce *P. vitta*. *Publ. biol. École hautes Études vétérin.*, Brno, 4, pp. 1-35.

Shearer (C.), 1930. — A re-investigation of metabolic gradients. *J. exp. Biol.*, 7, pp. 260-268.

Société spéléologique du Plantaurel, 1961. — La fontaine intermittente de Fontestorbes. *Spelunca*, Paris, 4, pp. 27-29.

Spandl (H.), 1926. — Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Speläol. Monog., Wien, 235 p.

Stankovič (S.), 1926. — Über zwei neue Planarienarten der Balkanbalbinsel nebst Bemerkungen über Verbreitung der *Planaria olivacea* O. Schmidt. *Zool. Anz.*, 66, pp. 231-240.

—— 1932. — Die Fauna des Ohridsees und ihre Herkunft. *Arch. Hydrobiol.* 23, pp. 557-617.

—— 1934. — Über die Verbreitung und Ökologie der Quellentricladen auf der Balkanhalbinsel. *Zoogeographica*, 2, pp. 147-203.

—— 1937. — Nouvelle contribution à la connaissance des Triclades endémiques du lac d'Ohrid. *Glasnik Soc. Sci. Skopje Sci. nat.*, 8, pp. 1-12.

—— 1960. — The Balkan lake Ohrid and its living world. Monographiae biologicae, 9, Den Haag, 357 p.

—— 1969. — Turbellariés triclades endémiques nouveaux du lac d'Ohrid. *Arch. Hydrobiol.*, 65, pp. 413-435.

Stanković (S.) & Komárek (J.), 1927. — Die Süsswasser-Tricladen des Westbalkans und die zoogeographischen Probleme dieser Gegend. *Zool. Jahrb., Abt. System.*, 53, pp. 591-674.

Steinböck (O.), 1924. — Untersuchungen über die Geschlechtsstrakt-Darmverbingung bei Turbellarien, nebst einem Beitrag zur Morphologie des Trikladendarmes. *Zeitsch. Morphol. Oekol. Tiere*, 2, pp. 461-502.

—— 1925. — Zur systematik der Turbellaria metamerata zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Tricladen-Nervensystems. *Zool. Anz.*, 64, pp. 165-192.

—— 1926. — Nachtrag zur systemaik der Turbellaria metamerata. *Zool. Anz.*, 66, pp. 1-4.

Steinmann (P.), 1907 *a*. — *In* : Steinmann und Graeter. I. Ueber eine neue blinde Planarie. *Zool. Anz.*, 21, pp. 841-847.

—— 1907 *b*. — Eine polypharyngeale Planarie aus der Umgebung von Neapel. *Zool. Anz.*, 32, pp. 364-366.

—— 1909. — Untersuchungen an neuen Tricladen. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 93, pp. 157-184.

—— 1910. — Eine neue Gattung der paludicolen Tricladen aus der Umgebung von Basel (*Polycladodes alba* n. g. n. sp.). *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 21, pp. 186-196.

—— 1911. — Revision der schweizerischen Tricladen. *Rev. suisse Zool.*, 19. pp. 175-234.

Source : MNHN, Paris

Steinmann (P.), & Bresslau (E.), 1913. — Die Strudelwürmer (Turbellaria). Monographien einheimischer Tiere 5, Leipzig, 380 p.

Stéphan-Dubois (F.) & Samsel (J.), 1962. — Quelques observations sur la Planaire *Polycladodes alba*. *Bull. Assoc. philom. Alsace Lorraine*, 11, pp. 138-147.

Stevens (N. M.) & Boring (A.), 1906. — *Planaria morgani* n. sp. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, 58, pp. 7-9.

Stoppenbrink (F.), 1905 *a*. — Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswassertricladen. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 79, pp. 496-457.

—— 1905 *b*. — Die Geschlechtsorgane der Süsswasser tricladen im normalen und im Hungerzustande. *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, 61, pp. 27-36.

Strand (E.), 1942. — Miscellanea nomenclatoria zoologica et paleontologica. *Folia Zool. Hydrobiol.*, 11, pp. 386-408.

Strinati (P.), 1966. — Faune cavernicole de la Suisse. *Ann. Spéléol.*, 21, pp. 5-268 et 357-571.

Stringer (C. E.), 1909. — Notes on Nebraska Turbellaria with descriptions of two new species. *Zool. Anz.*, 34, p. 257.

Thienemann (A.), 1912. — Die Tierwelt der Bäche des Sauerlandes. *Jahr. Westfal. Prov. Ver. Wiss. Kunst. Munster*, 40, pp. 43-83.

—— 1925. — Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. Die Binnengewässer, Stuttgart, 1, 255 p.

—— 1938. — Rassenbildung bei *Planaria alpina*, Jubilé Grigore Antipa, Bucuresti, pp. 1-21.

—— 1950. — Verbreitungsgeschichte der Süsswassertierwelt Europas. Die Binnengewässer, Stuttgart, 18, 809 p.

Tilzer (M.), 1968. — Zur Ökologie und Besiedlung des nochalpinen hyporheischen Interstitials im Arlberggebiet (Osterreich). *Arch. Hydrobiol.*, 65, pp. 253-308.

Trombe (F.), 1943. — Gouffres et cavernes du Haut Comminges. *Trav. sci. Club alpin Fr.*, 80 p.

Tuzet (O.) & Perrugia (A. M. del), 1957. — Présence de la Planaire américaine *Dugesia tigrina* Girard aux environs de Montpellier. *Vie et Milieu*, 8, pp. 72-75.

Vandel (A.), 1920 *a*. — Le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des glandes génitales. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 170, pp. 249-251.

—— 1920 *b*. — Sur la faune des sources. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 45, pp. 177-183.

—— 1920 *c*. — Contribution à la connaissance de la faune des eaux douces du Jura. II. Les sources et le fond des lacs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 45, pp. 44-57.

—— 1921 *a*. — Notes biologiques sur les Planaires des environs de Montpellier. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 55, pp. 239-259.

—— 1921 *b*. — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires Tricladés Paludicoles. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 55, pp. 343-518.

—— 1922. — Sur la faune d'eau douce des Pyrénées-Orientales. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 47, pp. 163-170.

—— 1925. — *Planaria subtentaculata* Drap. n'est qu'une race asexuée de *Planaria gonocephala* Dugès. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 59, pp. 498-507.

—— 1964. — Biospéologie — La biologie des animaux cavernicoles. 1 vol., Paris, Gauthier-Villars, 619 p.

Veidovsky (F.), 1882. — Thierische Organismen der Brunnenwässer von Prag. Prag, In 4°, pp. 50-60.

—— 1883. — Der excretorische Apparat der Planarien. *Sitzungsb. böhm. Ges. Wiss.*, Prag, pp. 272-280.

—— 1895. — Zur vergleichenden anatomie des Turbellarien (Zugleich ein Beitrag zur Turbellarien-Fauna Böhmens). *Zeitsch. wiss. Zool.*, 60, pp. 90-214.

Vendrix (J. J.), 1961. — Un triclade nouveau pour la faune belge. Existence de *Phagocata vitta* (Dugès) Hyman dans le domaine souterrain. *Ann. Fédér. spéléol. Belg.*, 2, pp. 1-5.

Vialli (M.), 1937. — Una nuova specie di *Dendrocoelum* delle Grotte Bresciane. *Boll. Zool.*, Torino, 8, pp. 179-187.

Source : MNHN, Paris

VOGEL (R.), 1935. — *Polycladodes alba* Steinmann, ein für Deutschland neuer Stradlwurm in Quellen der Schwäbischen Alb. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*, 91, pp. 155-156.

VOIGT (W.), 1904. — Uber die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, 61.

—— 1928. — Verschwinden des Pigments bei *Planaria polychroa* und *Polycelis nigra* unter dem Einfluss ungünstiger Existenzbedingungen. *Zool. Jahrb., Abt. Zool.*, 45, pp. 293-316.

WAUTIER (J.) & PATTEE (E.), 1955. — Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 24, pp. 178-183.

WAUTIER (J.) & TROIANI (D.), 1960. — Contribution à l'étude du métabolisme respiratoire de quelques Gammaridae. *Ann. Stat. cent. Hydrobiol. appliq.*, 8, pp. 9-50.

WEGELIN (R.), 1906. — Beitrag zur Kenntnis der Grundwasserfauna des Saale-Elbe. Einzugsgebietes. *Zool. Jahrb., Abt. System.*, 93, pp. 1-117.

WHITEHOUSE (R. H.), 1913. — Zoological results of the Abor expedition. XXII. Freshwater Planaria. *Rec. indian Mus.*, 8, pp. 317-321.

WILHELMI (J.), 1909. — Tricladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 32, Berlin, 405 p.

WILLIAMS (E. C.), 1958. — Preliminary studies on pigmentation in cave planarians. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 67, pp. 300-301.

WOODWORTH (W. McM), 1897. — Contributions to the morphology of the Turbellaria. II. On some Turbellaria from Illinois. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 31, pp. 1-16.

YAMAMOTO (T. D.), 1957. — Histochemistry of the fresh water planarian *Dendrocoelopsis* sp. *Ann. Zool. Jap.*, 30, pp. 150-155.

YANAGITA (Y.), 1964. — Observations on the copulation of a freshwater planarian, *Polycelis sapporo*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, sér. 6, 15, pp. 449-457.

YOUNG (J. C.), & REYNOLDSON (T. B.), 1966. — A laboratory study of predation on lake-dwelling triclads. *Hydrobiologia*, 26, pp. 307-313.

ZABUSOV (H.), 1901. — Tricladenstudien. II. Zur Kenntnis der Tricladen des Onegasees. *Prot. Naturf. Kais. Univ. Kazan.*, 191, 18 p.

—— 1903. — Tricladenstudien. IV. Erster vorläufiger Bericht über die von Herrnw. Ganjajew im Baikalsee gesammelten Planarien. *Trudy Obs. Estestvd.*, Kazan, 36, 39 p.

—— 1911. — 1. Rod'*Sorocelis* Grube (Untersuchungen über die Morphologie und Systematik der Planarien aus dem Baikalsee). *Trudy Obs. Estestvd.*, Kazan, 43, 422 p.

—— 1916. — *Rjabuschinskia schmidti* n. g., n. sp., (Kamtchatka). *Russ. zool. Zhur.*, pp. 273-286.

ZABUSOVA (Z.), 1929. — Die Turbellarien der Kamtschatka. Halbinsel nach den Samurlungen der Rjabuschinsky. Expédition 1908-1909. *Zool. Jahrb., Abt. System.*, 57, pp. 497-536.

—— 1936. — (Les Planaires paludicoles du Kamtchatka). *Univ. Kazan, Mém. scient.*, 96, *Zool.*, 7, pp. 141-174.

—— 1945. — (Bemerkungen über die Turbellarien der Krim). *Trudy Obs. Estestvd.*, Kazan 57, pp. 81-87.

—— 1947. — Мрsyg otuz Ecmecurb Kazaseck, 177, pp. 153-164.

ZEUTHEN (E.), 1943. — A cartesian diver microrespirometer with a gas volume of 0,1 µl. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg*, sér. chim., 24, pp. 479-517.

—— 1947. — Body size and metabolic rate in the animal kingdom, with special regard to marine microfauna. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg*, sér. chim., 26, pp. 17-161.

—— 1950. — Cartesian diver respirometer. *Biol. Bull.*, 98, pp. 139-143.

—— 1953. — Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.*, 28, pp. 1-112.

1 564 018 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

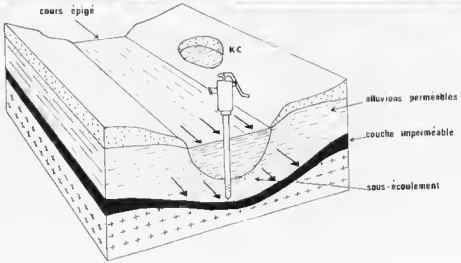
PLANCHES

1 564 018 6

Source : MNHN, Paris

Planche I. – 1. Filtrage d'une resurgence du système du Gouffre-de-Hez : les « Yeux ».
2. Le Nert ; pompage et sondage dans le sous-écoulement.
3. Grotte du Gouffre-de-Hez ; station 15.
4. Microspirimètres.
Modalités d'utilisation du procédé de sondage et de la méthode de pompage (in Roisch, 1970).

Source : MNHN, Paris

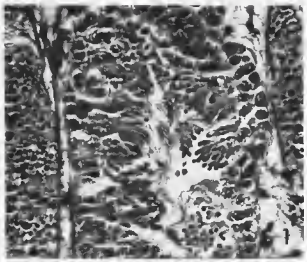


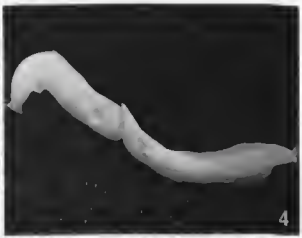
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

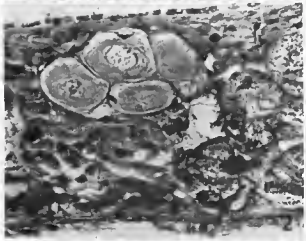
Source : MNHN, Paris

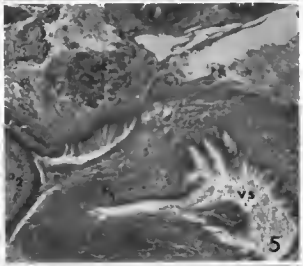
Planche II. — 1, *Dendrocœlum atrostrictum*, testicule × 240 ; hématoxyline ferrique-érythrosine. 2, *D.* (*Amyadenum*) *beauchampi*, ovaire × 400 ; bleu alcian-hématéine-phloxine. 3 et 5, *D.* (*Amyadenum*) *chathami*, coupes sagittales d'appareils copulateurs de deux individus en copulation × 45 ; bleu alcian-hématéine-phloxine. 4, *D. chathami*, accouplement × 4, *in vivo*. 6, *D. chathami*, coupe sagittale du pénis un mois après une copulation × 45 ; bleu alcian-hématéine-phloxine. *cb*, canal de la bourse ; p_1 p_2 et p_3, pénis ; *sp*, sperme ; *vs*, vésicule séminale.

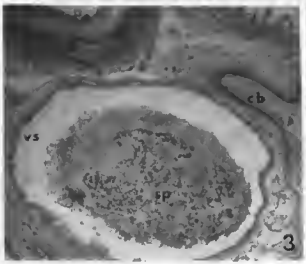
Source : MNHN, Paris







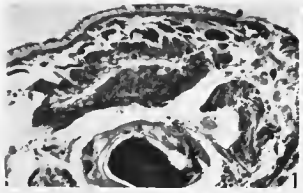


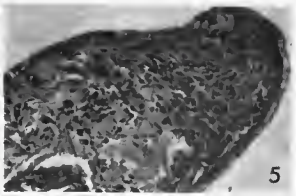


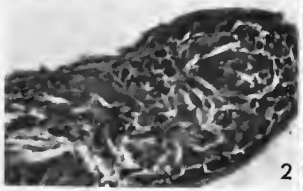
Source : MNHN, Paris

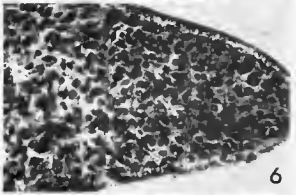
PLANCHE III. — *Plagiodia vandeli* : 200, fragments en régénération après amputation céphalique : 1 et 2, après 9 et 12 jours ; bleu alcian-hémalun-phloxine. 3 et 4, après 30 et 48 jours ; vert de méthyle-pyronine. 5 et 6, après 48 et 60 jours ; bleu alcian-hémalun-phloxine. 7, régénérat 100 jours après amputation postérieure ; bleu alcian-hemalun-phloxine. 8, régénérat céphalique de 100 jours ; vert de méthyle-pyronine. *c*, cerveau

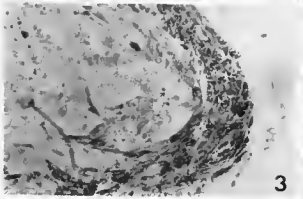
Source : MNHN, Paris

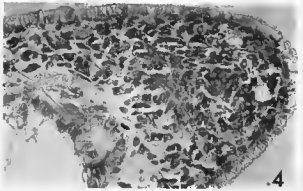

1

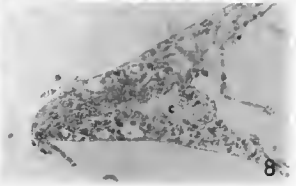

5


2


6


3


4

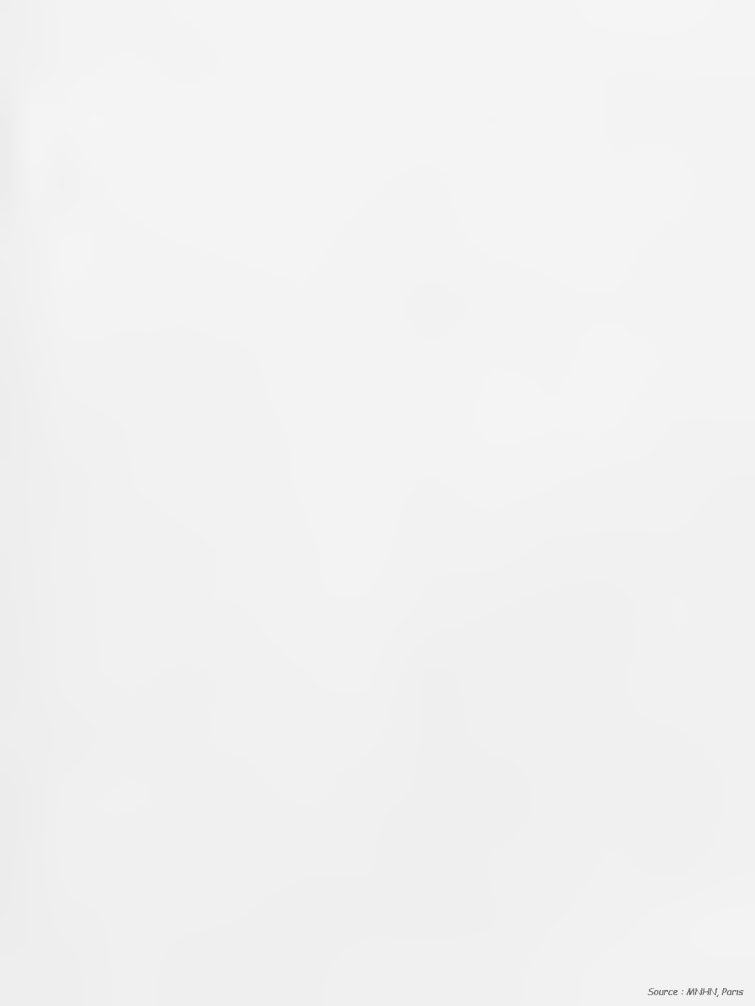

8

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE
1 564 018 6

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

55 .C1. 1972
(2

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, Paris (16e) ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, Paris (5e).

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, Paris (5e) ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris